PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

41. BAND, 2. HEFT

MIT 19 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 3. NOVEMBER 1952)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1952

Planta (Berl.)

Preis DM 21.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer, Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C. 2

---

41. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 2. Heft

Seite

Trautmann, W., Pollenanalytische Untersuchungen über die Fichtenwälder des Bayerischen Waldes. Mit 11 Textabbildungen 83

Alexander, I., Entwicklungsstudien an Blüten von Cruciferen und Papaveraceen. Mit 2 Textabbildungen 125

Guttenberg, H. von, und H.-L. Wiedow, Über den Wirkstoffbedarf isolierter Haferembryonen. Mit 4 Textabbildungen 145

Meinl, G., und H. von Guttenberg, Über den Einfluß von Wirkstoffen auf die Permeabilität des Protoplasmas. III. und IV. Mitteilung. 167

Wanner, H., Phosphataseverteilung und Kohlenhydrattransport in der Pflanze. Mit 2 Textabbildungen 190

Reese, G., Hochgradige Dysploidie bei *Caltha palustris* L. 195

Planta, Bd. 41, S. 83—124 (1952).

(Aus dem Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen.)

POLLENANALYTISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FICHTENWÄLDER DES BAYERISCHEN WALDES.

Von

WERNER TRAUTMANN.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. April 1952.)

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt die natürlichen Fichtenwälder des Bayerischen Waldes, vor allem den Fichtenwald der obersten Waldstufe, die an eine Buchen-Tannenstufe anschließt und bis zur Waldgrenze reicht.

Folgende Fragen stehen im Vordergrund der Untersuchung:

1. Die Zusammensetzung der natürlichen Fichtenwälder, über die hier nur ganz kurz, an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden soll (TRAUTMANN 1952);

2. der Verlauf der jüngeren Waldentwicklung und das Alter der Fichtenstufe;

3. das Alter des in der Fichtenstufe gebildeten Rohhumus.

Zu 1. Nachdem bereits 1860 O. SENDTNER in einer klassischen Monographie die Gesamtvegetation des Bayerischen Waldes behandelt hatte, haben in der Folgezeit vor allem v. RAESFELDT (1894) und O. DRUDE (1902) die Waldstufen gegliedert und die natürlichen Waldformen beschrieben. Während v. RAESFELDT die natürlichen Waldformen in Filzwald (auf Hochmoor), (Fichten-) Auwald, (Fichten-) Hochwald und Mischwald von Fichten, Tannen und Buchen einteilt, unterscheidet DRUDE eine untere, mittlere und obere Waldstufe, von denen die ersten beiden durch die natürliche Vorherrschaft von Buchen, Tannen und Fichten ausgezeichnet sind, die letztere eine fast reine Fichtenstufe ist. Die allgemeine untere Grenze der hochmontanen Fichtenstufe wird von v. RAESFELDT mit 1170 m, von DRUDE mit 1150 m angegeben. — In neuerer Zeit hat O. H. VOLK (1938) die Wälder des Bayerischen Waldes pflanzensoziologisch untersucht und folgende natürliche Waldgesellschaften ausgeschieden: *Abieto-Fagetum orientobavaricum* (Buchen-Tannenwald), *Acereto-Ulmetum* (Ahorn-Ulmenwald), *Soldanelleto-Piceetum* (Fichtenauwald), *Lophozieto-Piceetum* (Fichtenhochlagenwald) und *Pinus mugo-Vaccinium uliginosum*-Assoziation (Filzwald).

Zu 2. Bisher sind von F. MÜLLER (1927), S. RUOFF (1932) und K. RUDOLPH (unveröffentlicht, nach FIRBAS 1952) verschiedene Moore zwischen Rachel und Plöckenstein pollenanalytisch untersucht worden (vgl. die zusammenfassende Darstellung in FIRBAS 1952). Danach ist der Bayerische Wald gegenüber den westlicheren und nördlicheren Mittelgebirgen vor allem durch eine frühere Ausbreitung und eine relativ stärkere Beteiligung der Fichte ausgezeichnet. Während der Buchen-Tannen-Fichtenzeit ist der Anteil der Fichte in den mittleren Lagen am

geringsten, erst über 1100 m nimmt er deutlich zu. FIRBAS schließt daraus, daß „die obere Grenze der Buchen-Tannen-Fichtenwälder während des größten Teils der Nachwärmezeit nicht unter 1100—1200 m" zu suchen sei.

Die Frage nach dem Alter der Fichtenstufe ist in letzter Zeit in anderen deutschen Mittelgebirgen untersucht worden. So hat FIRBAS (1948) in einer zusammenfassenden Behandlung dieser Frage für die Sudeten und den Oberharz nachzuweisen versucht, „daß die heutige Fichtenstufe ... erst im Laufe dieses Jahrtausends unter Mitwirkung einer Klimaveränderung entstanden ist". Dabei wurde die Waldgrenze im Riesengebirge zwischen dem 14. und 17. Jahrh. um wenigstens 100—200 m herabgedrückt, vielleicht auch durch zunehmende Winterkälte eine obere Buchenstufe von der Fichte verdrängt. FIRBAS und LOSERT (1949) nehmen an, daß diese Klimaänderung auch in anderen Mittelgebirgen wirksam gewesen ist.

Zu 3. Eine paläofloristische Untersuchung des Rohhumus kann einmal zum Ziel haben, die Waldentwicklung zu rekonstruieren. Unter diesem Gesichtspunkt sind bereits viele Rohhumusprofile untersucht worden, in den Mittelgebirgen vor allem von FIRBAS, LOSERT und BROIHAN (1939: Oberharz) und von FIRBAS und LOSERT (1949: Riesengebirge). Andererseits kann mit Hilfe der Waldgeschichte das Alter des Rohhumus bestimmt werden. Auch dieser Gedanke ist nicht neu: so haben HESMER und PFAFFENBERG und HASSENKAMP bereits 1933 bzw. 1934 Altersbestimmungen von Humusschichten in Nordwestdeutschland ausgeführt. (Weitere Literaturangaben bei FIRBAS 1949, S. 21, und SCAMONI 1950.)

Das Untersuchungsgebiet. Der Bayerische Wald umfaßt die höchsten Erhebungen des bayerisch-böhmischen Grenzgebirges zwischen der Donau und dem böhmischen Becken (über Abgrenzung und Benennung vgl. GRADMANN 1931). Sein Hauptkamm zieht vom Plöckenstein in nordwestlicher Richtung bis zum Hohen Bogen; er überschreitet nur mit wenigen Gipfeln (Arber 1456 m, Rachel 1453 m) die 1400 m-Höhenlinie.

Die geologische Unterlage bilden fast ausschließlich kristalline Gesteine, vor allem Gneise und Granite, untergeordnet auch Glimmerschiefer (vgl. GÜMBEL 1894, MACHATSCHEK 1927; über eiszeitliche Ablagerungen vgl. PRIEHÄUSSER 1930 und 1952).

Über das Klima liegen nur wenige, lückenhafte Angaben vor (vgl. MACHATSCHEK a.a.O., S. 46ff., GRADMANN a.a.O., 2. Bd., S. 361f., MAYR 1912. S. 361f.).

Die Menge der Niederschläge, deren Maxima auf Sommer und Winter verteilt sind, schwankt im inneren Wald zwischen etwa 1000—2000 mm. Einen Überblick über die Temperaturverhältnisse gibt Tabelle 1.

Tabelle 1. *Januar-, Juli- und Jahresmittel sowie Jahresschwankung der Lufttemperatur* (° C), *Anzahl der Frost- und Eistage.*

Station	Seehöhe (m)	Januar	Juli	Jahr	Jahresschwankung	Frosttage	Eistage
Zwiesel[1]	590	—3,1	16,4	7,1	19,5	147,8	36,0
Buchenau[2] . . .	750	—3,6	14,5	5,5	18,1	141,5	37,9
Falkenstein[1] . .	1312	—4,6	12,3	4,3	16,9	150,8	73,8

[1] 1947—1950 (briefliche Mitteilung der Wetterstation Gr. Falkenstein).
[2] 1881—1930 (aus: Klimakunde des Deutschen Reiches, Bd. II. 1939).

Das Schwergewicht der Untersuchungen, die vom Sommer 1949 bis 1951 ausgeführt wurden, lag im Arbergebiet, vor allem in den Forstamtsbezirken Bodenmais und Rabenstein. Ergänzend wurden Rachel- und Falkensteingebiet bearbeitet.

Herrn Prof. Dr. F. Firbas bin ich für die Anregung dieser Arbeit und für vielfache Hilfe bei ihrer Durchführung zu besonderem Dank verpflichtet.

II. Das Auftreten der Fichte in den natürlichen Waldgesellschaften.

Der Bayerische Wald ist durch eine vielfach ursprüngliche Zusammensetzung seiner Wälder ausgezeichnet. So gibt es noch Waldgebiete, die entweder wegen ihrer schwer zugänglichen Lage (z. B. die Arberseewand) oder als Naturschutzgebiete (Mittelsteighütte, Höllbachgespreng) forstlich kaum genutzt werden und die nach ihrer Holzartenzusammensetzung und ihrem Aufbau weitgehend als Urwälder anzusehen sind. Solche Urwälder sind aber besonders in tiefen und mittleren Lagen relativ selten; hier herrschen mehr oder weniger genutzte Wirtschaftsbestände vor, in denen die Fichte *(Picea abies)* eine viel stärkere Rolle spielt als unter völlig natürlichen Verhältnissen. Trotzdem läßt sich mit Hilfe der Pflanzensoziologie sehr gut beurteilen, auf welchen Standorten und in welchen Waldgesellschaften die Fichte natürlich vorkommt.

1. Innerhalb der Buchen-Tannenstufe (mittlerer Höhenbereich 600—1150 m) tritt die Fichte als Hauptholzart im Fichtenauwald auf, als Nebenholzart auf bestimmten Standorten des Buchen-Tannenwaldes und des Ahorn-Buchenwaldes.

Der Fichtenauwald [*Mastigobryeto-Piceetum* (Schmid und v. Gaisberg 1936) Br.-Bl. und Sissingh 1939 = *Soldanelleto-Piceetum* Volk 1939 mss.], eine mikroklimatisch und edaphisch bedingte Dauergesellschaft innerhalb der Buchen-Tannenstufe, kommt zwischen 600—1100 m vor und ist meist an flache Mulden und Talsohlen gebunden, für die Kaltluftstau und ± verzögerter Wasserabfluß bezeichnend sind. Auf den Talsohlen zwischen 600—750 m bildet diese Gesellschaft einen Teil der sog. „Auen", die einen Vegetationskomplex von Hochmoor, Birken-Kiefern-Bruchwäldern und Fichtenauwäldern umfassen und die vielfach sehr ausgedehnt sind.

Zwischen 750—1100 m ist der Fichtenauwald meist kleinflächig ausgebildet, tritt aber immer wieder in Mulden und Einschnitten entlang der Bäche oder in der Umgebung der Moore auf.

Neben der vorherrschenden Fichte ist stellenweise die Tanne *(Abies alba)* am Bestandsaufbau beteiligt, vor allem dort, wo das Gelände schwach geneigt und der Boden relativ wasserzügig ist. Dagegen meidet die Tanne die Standorte mit starker Rohhumusdecke oder Torf. Die Buche *(Fagus silvatica)* dringt manchmal in den Auwald ein, ist in

ihrer Vitalität aber stark eingeschränkt, da sie hier stets unter Spätfrösten (vgl. GEIGER und Mitarbeiter 1933, 1934) und Staunässe leidet.

Die Böden des Fichtenauwaldes sind ausschließlich Gleiböden, unter einer durchschnittlich 15—20 cm (bis 30 cm) mächtigen Rohhumusauflage.

Der Buchen-Tannenwald *(Abieto-Fagetum orientobavaricum* VOLK 1938 mss.), der flächenmäßig den größten Teil des Bayerischen Waldes einnimmt, kommt in dem Höhenbereich von 600—1150 m (als reiner Buchenwald oder Buchen-Fichtenwald bis 1250 m) vor; optimal ausgebildet ist er zwischen 700—1000 m.

Bestandbildende Holzart ist heute neben der Buche (bis 1250 m) und Tanne (bis 1100 m) die vom Menschen begünstigte Fichte, oft kommt der Bergahorn *(Acer pseudoplatanus)* vor, vereinzelt Spitzahorn *(Acer platanoides)*, Bergulme *(Ulmus scabra)*, Esche *(Fraxinus excelsior)*, sehr selten Sommerlinde *(Tilia platyphyllos)* und Eibe *(Taxus baccata)*.

Die Fichte ist in den auwaldnahen Standorten des Buchen-Tannenwaldes auch unter natürlichen Verhältnissen maßgebend am Aufbau des Bestandes beteiligt. Weiter spielt sie eine wichtige Rolle in Quelleinzugsgebieten, in flachen Bachtälchen, in feuchten Mulden. In Lagen über 1000 m nimmt ihre Konkurrenzkraft gegenüber Tanne und Buche zu; sie besiedelt hier vor allem geeignete Standorte in schneereichen N- bis O-Lagen. Im trockenen bis frischen Buchen-Tannenwald der besten Lagen spielt die Fichte keine nennenswerte Rolle. Auch auf feuchten Standorten dieser Lagen ist ihr die Tanne weit überlegen.

Es läßt sich schwer abschätzen, wie stark die Fichte im natürlichen Buchen-Tannenwald vertreten war. Ein gewisser Anhaltspunkt sind ältere Angaben über die Zusammensetzung der Wälder. So gibt SENDTNER (in Bavaria, II. Bd., 1. Abth., S. 100) 1863 an, daß im „Hochwald" die Tanne mit 70%, die Buche mit 20% und die Fichte mit 10% vertreten sei. Wenn sich diese Zahlen auch nicht für den gesamten Buchen-Tannenwald verallgemeinern lassen, so hat es doch größere Bezirke mit dieser oder ähnlicher Waldzusammensetzung gegeben. Das geht aus einer alten Bestandsbeschreibung von 1831 (Act des Kgl. bayer. Forstamtes Zwiesel A 1/30, Staatsarchiv Landshut) für das Forstamt Bodenmais hervor. Danach setzte sich ein 200—300jähriger Bestand (Distrikt „Kiesgehäng"; etwa 350 ha) aus 60% Tanne, 30% Buche und 10% Fichte zusammen. Andere Abteilungen zeigten eine ähnliche Verteilung der Holzarten. Doch war in den meisten Bezirken der Bodenmaiser Waldungen die Fichte bereits zu dieser Zeit Hauptholzart; das ist auf die frühzeitige und relativ starke Nutzung dieser Wälder zurückzuführen (vgl. S. 101).

Der Ahorn-Buchenwald *(Acereto-Fagetum* BARTSCH 1940), eine Schlußgesellschaft auf blockreichen, meist steil geneigten Hängen, kommt zwischen 960—1180 m vor und bildet an vielen Stellen einen schmalen Gürtel zwischen Buchen-Tannenwald und Fichtenhochlagenwald. Hauptholzarten sind Buche und Bergahorn; je nach Lage und

Exposition spielen Fichte und Tanne eine neben- oder untergeordnete Rolle.

Die Fichte kommt nur auf bestimmten Standorten (z. B. kaltfeuchten Muldenlagen) häufiger vor und macht dann Buche und Ahorn erfolgreich Konkurrenz; im allgemeinen tritt sie trotz der hohen Lage gegenüber den Laubhölzern zurück.

2. Innerhalb der an die Buchen-Tannenstufe nach oben anschließenden Fichtenstufe (mittlerer Höhenbereich 1150—1400 m) ist die Fichte die einzige Hauptholzart im Fichtenhochlagenwald *(Lophozieto-Piceetum* Volk 1939 mss.). Die untere Grenze des Fichtenhochlagenwaldes, die für das Arber-, Rachel- und Falkensteingebiet kartiert wurde (für das Arbergebiet vgl. Abb. 9), schwankt je nach Exposition und anderen klimatischen und edaphischen Einflüssen zwischen 1000 bis 1250 m. Die obere Grenze, die mit der Waldgrenze zusammenfällt, wird nur auf den höchsten Bergen erreicht. Sie schwankt am Arber zwischen 1350—1400 m, am Rachel zwischen 1400—1440 m. Nach oben schließt ein schmaler Krummholzgürtel an oder eine subalpine Nardusheide.

Im Hochlagenwald tritt neben der beherrschenden Fichte vereinzelt die Buche auf, in unteren Lagen baumförmig, zwischen 1200—1300 m vorwiegend als Strauch, höher nur ganz selten. In den untersten Lagen kommt, besonders im Bereich der Quellbäche, die Tanne vor (bis 1150 m, selten darüber), an blockreichen Hängen der Bergahorn (bis 1300 m). Doch sind Tanne und Bergahorn nur ausnahmsweise im typischen Hochlagenwald vertreten, charakteristisch dagegen ist die überall auftretende Eberesche *(Sorbus aucuparia)*.

Der Hochlagenwald zeigt einen urwaldartigen Aufbau: ungleichaltrige Baumgruppen wechseln mit lichten, oft ganz mit *Sphagnum*-polstern bedeckten Stellen. Das Alter der ältesten Fichten, die in vielen Hochlagenwäldern wesentliche Teile des Bestandes ausmachen, liegt zwischen 250—300 Jahren (Bestandsbeschreibungen der Forstämter Rabenstein und Bodenmais), nach v. Raesfeldt (a.a.O., S. 80) sogar zwischen 300—500 Jahren.

Die Böden des Fichtenhochlagenwaldes sind meist schwach bis mäßig podsoliert und tragen eine durchschnittlich 15—20 cm mächtige Rohhumusauflage. In Muldenlagen kommt es vielfach zu Gleibildungen.

III. Zur jüngeren Waldentwicklung.

Es wurden insgesamt 30 Profile pollenanalytisch und stratigraphisch untersucht, und zwar 10 Moor- oder Bruchtorfprofile und 20 Rohhumusprofile.

Die meisten Rohhumusprofile und die obersten Moorproben wurden in Zinkkästen entnommen, die Proben einiger Profile in Glasröhrchen. Tieferliegende Moorschichten wurden mit der Dachnowskisonde erbohrt; an zwei Stellen, wo die Sonde den lockeren Torf nicht erfaßte (Prof. 1 und 19), wurden die tieferen Proben an anderer Stelle entnommen (etwa 30 m entfernt). Dies wurde in den Diagrammen durch Unterbrechung der Pollenkurven angedeutet. — Zur Methode der Pollenanalyse sei auf FIRBAS (1949, S. 6—31) und die Erklärung auf den Abbildungen verwiesen.

Da in den Rohhumusprofilen reichlich Coniferenspaltöffnungen zu erwarten waren, wurden die Spaltöffnungen von *Pinus*, *Picea* und *Abies* an rezentem und fossilem Material untersucht und nach diesen Ergebnissen, über die anderwärts berichtet werden soll, bestimmt.

Nur ein Teil der untersuchten Profile kann hier wiedergegeben werden; in den Kärtchen der Pollenmittelwerte (Abb. 9 und 10) und in den Tabellen 9—13 sind jedoch sämtliche Profile berücksichtigt.

Profilorte (vgl. Abb. 9 und 10; nicht abgebildete Profile sind durch * gekennzeichnet):

1. Rotfilz, bei SCHREIBER (1924) 9 Rn, S. 74/75, 600 m. Moorkern eines wachsenden „Urmoores" (SCHREIBER) mit *Pinus uncinata* (häufig als Spirke, vereinzelt als Latsche), schwach bultig gegliedert, aber ohne Schlenken.

2. *Rotau, 595 m, östl. Moorrand. Randwald eines entwässerten Birken-Waldkiefernmoores, mit Fichtenbeimischung.

3. Rotau, 590 m, Fichtenrohhumus.

4. *Rotfilz, 600 m, Fichtenrohhumus.

5. Bei Althütte, 907 m; nördl. Moorrand eines entwässerten Birken-Waldkiefernmoores, im Randgehänge reichlich Fichte.

6. *Bei Althütte, 908 m, 50 m nordöstl. 5. Fichtenauwald im Kontakt mit Moor.

7. Westl. Arbersteig, 1245 m; entwässertes Hangmoor mit schlechtwüchsigen Fichtengruppen, Tendenz zum Übergangsmoor, Oberfläche erodiert und stark beweidet.

8. *Östl. Arbersteig, 1267 m; wie 7. Profil unter bultig stehendem Fichtenstrauch.

9. *400 m südl. Kl. Arber, 1280 m, Hangmoor wie 7.

10. Unterhalb Gipfel Kl. Arber, 1375 m, Fichtenrohhumus.

11. *Hochg'fichtet, 1260 m, Fichtenrohhumus.

12. *Östl. Arbersteig, 1270 m, 150 m südl. 8. Fichtenrohhumus.

13. *Östl. Arbersteig, 1275 m, 30 m nördl. 8. Fichtenrohhumus.

14. Trockene Grube, 1210 m, Fichtenrohhumus unter Fichtenschirm.

15. *Gr. Arber, Osthang, 1370 m. Heidehumus auf Gneisblock im Latschengürtel.

16. Gr. Arber, Osthang, 1370 m. 20 m von 15. Rohhumus unter *Calamagrostis villosa* in einer breiten Spalte am Fuße einer Felswand.

17. Gr. Arberseewand, 1180 m. Buchenrohhumus in einem alten Buchen-Ahornbestand an der unteren Grenze der Fichtenstufe.

18. *Alter See südwestl. Rachelsee, bei SCHREIBER 19 Gu, S. 74/75, 1080 m. Von Bächen durchzogener Karboden. Fichtenbruchtorf.

19. *Gr. Filz am Gr. Spitzberg, bei SCHREIBER 33 S, S. 10/11, 1321 m. Höchstgelegenes Kammhochmoor mit *Pinus* ssp. *pumilio* (als Latsche). Oberfläche erodiert und schwach bultig gegliedert.

20. *Gr. Spitzberg, 1320 m, 100 m westlich 19. Fichtenrohhumus.

21. *Östl. Rachelwiese, 1370 m. Fichtenrohhumus.

22. *Nördl. Rachelsteig, 1350 m. Fichtenrohhumus.

23. *Westl. Schuhnagelkopf, 1230 m. Fichtenrohhumus. Lückiger Bestand von Buche und Fichte an der unteren Grenze der Fichtenstufe.

24. *50 m westl. 23, 1210 m. Buchenrohhumus.

25. *Untere Seebuchet, 1160 m. Tannenhumus unter Alttanne. Lückiger Altbestand von Buche, Tanne und Fichte.

26. *Lackaberg, 1337 m. Kleinflächig vermoorter Weideschachten auf der Bergkuppe, mit einzelnen Fichtengruppen. Oberfläche zum Teil erodiert und durch Beweidung stark beeinflußt.

27. *Rukowitzberg, 1265 m. Fichtenrohhumus.

28. *Kiesbruch, 1260 m. Rohhumus unter im Fichtenhochlagenwald wachsender Tanne.

29. *Höllbachgespreng, 1000 m. Buchenrohhumus. Bestand: Buche, Fichte, spärlich Tanne und Bergahorn.

30. *Höllbachgespreng, 1000 m, 30 m nördl. 29. Fichtenrohhumus.

1. Vergleich zwischen Moor- und Rohhumusdiagrammen.

Während die Schichtenfolge im Moor im allgemeinen ungestört ist, muß man im Rohhumus und dem darunterliegenden humosen Mineralboden häufiger mit Störungen der normalen Horizontierung rechnen.

Diese können — von menschlichen Einflüssen abgesehen — durch Umlagerung des Rohhumus (etwa durch den Wurzelteller einer vom Wind geworfenen Fichte, der sich dem Boden umgekehrt auflegt, und den nach einiger Zeit wieder eine Humusschicht überzieht) oder durch aufgeschwemmten, bereits pollenführenden (Mineral-) Boden hervorgerufen sein. Die Diagramme solcher gestörter Profile sind für waldgeschichtliche Fragen nicht verwendbar (vgl. Firbas und Broihan 1936).

Wichtiger als solche Störungen in der Schichtenfolge, die oft schon im Gelände, sicher aber im Diagramm erkannt werden können, ist die Auslese bestimmter Pollen im humosen Mineralboden.

Ein Vergleich zwischen den Moor- und Rohhumusdiagrammen kann zeigen, inwieweit eine solche Auslese stattgefunden hat, zum andern, ob die durch Auslese beeinflußten Proben zur Datierung herangezogen werden können bzw. Rückschlüsse auf die Waldzusammensetzung zulassen. Dabei ist zu bedenken, daß die Pollendiagramme der Rohhumusschichten oft stark örtlich beeinflußt sind, während die Moordiagramme die Waldzusammensetzung der weiteren Umgebung widerspiegeln.

Für mineralhaltige Schichten ist eine Pollenauslese, die sowohl durch Zersetzung wie durch Infiltration bedingt sein kann, mehrfach nachgewiesen worden.

So geben K. Mothes und Mitarbeiter (1937) anläßlich der Untersuchung ostpreußischer Trockentorfe an, daß im Dünensand der Tiefentransport recht verschieden ist. Während die kleinen Eichenpollen relativ schnell mit dem Sickerwasser in die Tiefe wandern, dringt der Kiefernpollen wegen seiner Form und Größe nur langsam nach unten. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt W. Selle (1940) bei einem Vergleich nordwestdeutscher Moor- und Bleichsanddiagramme. Nach ihm ist in den obersten Bleichsandschichten die Kiefer angereichert, in den unteren Schichten die Birke. Auch die Zersetzung spielt hier eine auslesende Rolle; während Eiche und Ulme im Mineralboden untervertreten sind, ist die Linde stark übervertreten. G. Lemée (1946) folgert aus einem Vergleich alpiner Boden- und Moordiagramme der Auvergne, daß im humosen Boden (der sich aus organischen Bestandteilen einer gräserreichen Vegetation und feinen mineralischen Bestandteilen meist

eingewehten Ursprungs zusammensetzt) Linde und Hasel stark, Kiefer und Tanne schwach übervertreten sind, Buche (25%) und Eiche (schwach) dagegen untervertreten. Birke, Erle und Weide kämen etwa in gleichem Verhältnis vor. FIRBAS und Mitarbeiter (1939) fanden bei der Untersuchung von Rohhumusprofilen im Oberharz im untersten erdigen Auflagehumus und im humosen Mineralboden sehr viel höhere Hasel- und Erlenwerte als in den Moordiagrammen. Sie vermuten, daß *Corylus* und *Alnus* dadurch leichter ein „konservierendes Niveau" erreichen, daß sie als Frühblüher noch auf Schnee und ins Schmelzwasser geraten und außerdem recht klein sind.

In Tabelle 2 werden die Mittelwerte des Abschnitts IX von je drei Moor- und Rohhumusdiagrammen aus der Fichtenstufe des Arber- und Rachelgebietes gegenübergestellt.

Tabelle 2.

Nr. des Profils	Mittelwerte in Prozent der Baumpollen-Summe							Anzahl der Proben
	Pi	*Pc*	*Ab*	*Fa*	*Be*	*Al*	*Co*	
8 (Moor)	6,7	28,4	14,4	25,5	5,7	13,0	8,3	4
13 (humoser Mineralboden)	4,3	16,0	15,7	26,7	7,7	25,3	15,0	1
9 (Moor)	11,2	24,5	21,3	25,2	4,9	8,8	3,2	4
10 (humoser Mineralboden)	4,8	12,2	9,4	28,5	12,5	26,7	12,7	3
19 (Moor[1])	17,3	27,6	18,9	24,5	4,2	2,7	1,4	5
20 (humoser Mineralboden)	3,5	22,3	13,5	25,3	9,0	22,5	16,0	1

[1] Mit *Pinus mugo*.

Aus dieser Gegenüberstellung geht hervor, daß im humosen Mineralboden der Fichtenstufe *Pinus*, *Picea* und *Abies* (mit einer Ausnahme) untervertreten, *Betula*, besonders aber *Alnus* und *Corylus* stark übervertreten sind. *Fagus* kommt mit etwa gleichen Werten vor.

Die deutliche Bevorzugung der kleinpolligen Gattungen im Mineralboden spricht für eine Auslese durch *Infiltration*[1]. Die Infiltration ist je nach der Beschaffenheit der mineralischen Komponente mehr oder weniger deutlich ausgeprägt. Sie tritt um so stärker auf, je grobsandiger der Boden ist. In den schluffreichen Talböden spielt sie keine nennenswerte Rolle (vgl. unten).

Es ist auffällig, daß sich im untersten Abschnitt einiger Diagramme (besonders deutlich in Profil 10) das Verhältnis der kleinpolligen Gattungen zu den großpolligen kaum verschiebt. Man sollte erwarten, daß *Betula*, *Alnus* und *Corylus* auch innerhalb des Mineralbodens mit zunehmender Tiefe angereichert werden, während die Coniferen im gleichen Verhältnis abnehmen sollten. Daß dies oft nicht der Fall ist, scheint zunächst gegen eine Infiltration zu sprechen. Dann wäre aber die auffällige

[1] Die Tatsache, daß *Alnus* und *Corylus* besonders stark übervertreten sind, scheint die Annahme von FIRBAS und Mitarbeitern (vgl. oben) zu bestätigen.

Bevorzugung der kleinpolligen Gattungen nicht leicht erklärbar. Verständlich würde diese Tatsache jedoch, wenn man annimmt, daß es sich bei diesen Profilabschnitten um Mischprofile handelt, deren normale Schichtung gestört ist.

Eine solche Störung, d. h. Umlagerung der mineralischen Bestandteile, erfolgt in jedem normalen braunen Waldboden durch Regenwürmer und andere im Boden lebende Tiere. Daneben spielen für die mechanische Bearbeitung des Bodens die Pflanzenwurzeln eine wichtige Rolle, worauf besonders F. Dewers (1928, 1933) hingewiesen hat. Jedes Eindringen der Wurzeln ist mit einer Verdrängung des umliegenden Mineralbodens verbunden. Dadurch wird die ursprüngliche Schichtung zerstört, vor allem durch Baumwurzeln. Zudem können nach der Verwesung die Wurzelkanäle mit Mineralboden aufgefüllt werden, der einer ganz anderen Schicht entstammt.

Neben der Infiltration spielt im humosen Mineralboden die Zersetzungsauslese eine gewisse, aber untergeordnete Rolle. Das zeigen die im Vergleich zum Moor höheren *Tilia*werte des humosen Mineralbodens, vielleicht geht auch der hohe Anteil der gegen Korrosion widerstandsfähigen Farnsporen (bis 2000%) darauf zurück. Doch kann sich die Zersetzungsauslese nicht stark ausgewirkt haben, da der relativ leicht zersetzliche *Carpinus*pollen (vgl. Firbas 1949, S. 29) in diesen Proben mit Werten vertreten ist, die den Höchstwerten der Moordiagramme gleichkommen (besonders im Arbergebiet). — Im *mineralfreien* Auflagehumus läßt sich keine Auslese feststellen. Hier herrscht weitgehende Übereinstimmung mit den obersten Moorproben. Im schwach *mineralhaltigen* Auflagehumus sind vielfach *Alnus* und *Corylus* etwas übervertreten, doch sehr viel weniger als im humosen Mineralboden. Das Verhältnis der Hauptholzarten wird davon kaum beeinflußt.

Bisher wurde nur die Auslese in den Rohhumusböden der Hochlagen besprochen. In den schluff- und feinsandreichen Böden der Tieflagen liegen die Verhältnisse anders. Vergleicht man die entsprechenden Abschnitte (IX) von Profil 2—4 (s. Tabelle 3), so fällt auf, daß im Mineralboden (4) ebenso wie im fast mineralfreien Rohhumus (3) die Coniferen außer *Pinus* stärker vertreten sind als im Bruchtorf. Von den kleinpolligen Gattungen überwiegt in 4 *Alnus*, in 3 *Corylus*.

Hier erschwert zwar der starke örtliche Einfluß der Bruch- und Moorwälder (Erle, Kiefer, Fichte) den Vergleich. So sind die verschiedenen Erlenwerte sicher auf örtlich verschiedene Erlenbeimischung zurückzuführen. Ebenso sind die hohen *Pinus*werte am Moorrand (2) zu verstehen. Doch läßt sich soviel sagen, daß im humosen Mineralboden der schluffreichen Talböden die Infiltrationsauslese kaum eine Rolle spielt. Darauf deuten auch die hohen *Picea*werte im Mineralboden von

Tabelle 3.

Nr. des Profils	Mittelwerte in Prozent der Baumpollen-Summe							Anzahl der Proben
	Pi	*Pc*	*Ab*	*Fa*	*Be*	*Al*	*Co*	
2 (Bruchtorf) . . .	8,0	8,6	9,8	27,2	12,3	30,6	4,2	3
3 (fast mineralfreier Rohhumus) . .	2,9	23,4	11,2	25,3	11,3	21,8	14,1	2
4 (humoser Mineralboden)	2,4	16,4	12,1	14,3	11,2	41,5	5,1	4

Prof. 3 (vgl. Abb. 4) hin. Hier zeigt sich vielleicht eine schwache Zersetzungsauslese in dem Anstieg der *Tilia*kurve in den untersten Proben.

Es fragt sich nun, ob die durch Infiltration beeinflußten Profilabschnitte des humosen Mineralbodens der Hochlagen überhaupt zur Datierung und Beurteilung der Waldzusammensetzung herangezogen werden können. Auch diese Frage kann nur eine Gegenüberstellung von Moor- und Rohhumusdiagrammen beantworten. Es zeigen sich folgende Übereinstimmungen:

1. Auf einen Abschnitt, in dem die Buche führt oder sehr reichlich vertreten ist, folgt ein Abschnitt, in dem die Fichte die Führung übernimmt. Damit verbunden ist ein deutlicher Anstieg der Siedlungszeiger.

2. Im buchenreichen Abschnitt sind *Betula* und *Pinus* mit geringeren Werten vertreten als im Fichtenabschnitt. Umgekehrt verhalten sich die Werte von *Alnus*.

3. In den meisten Diagrammen fällt der Abfall der *Carpinus*kurve mit dem Beginn oder Anstieg der Getreidekurve zusammen.

4. Das Verhältnis *Picea* : *Abies* ändert sich in allen Diagrammen gleichsinnig (s. Tabelle 4).

Diese Tatsachen widerlegen die Annahme, der Pollengehalt der mineralischen Schichten stamme aus dem Rohhumus und die Änderung innerhalb der Diagramme beruhe nur auf einer mit der Infiltration und Zersetzung verbundenen Auslese.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die durch Auslese beeinflußten Abschnitte der Rohhumusprofile, d. h. ihre unteren Teile im humosen Mineralboden, zur Datierung mit herangezogen werden können und bei vorsichtiger Beurteilung (unter Berücksichtigung der Auslese) auch Rückschlüsse auf die Waldzusammensetzung zulassen.

Tabelle 4.

Abschnitt	Profil					
	8	13	9	10	19	20
Xc	5,9:1	14,1:1	—	20,1:1	8,9:1	20,6:1
Xb	3,3:1	5,9:1	5,2:1	15,0:1	3,7:1	7,4:1
Xa		2,4:1	2,6:1	2,9:1	1,7:1	1,2:1
IX	1,9:1	1,0:1	1,2:1	1,2:1	1,4:1	1,7:1

2. Die Pollendiagramme und ihre Datierung.

Ohne Berücksichtigung wärmezeitlicher Abschnitte, die nur in einigen Profilen erbohrt wurden, lassen sich die Diagramme folgendermaßen gliedern:

IX. Buchen-Tannen-Fichtenzeit. In diesem Abschnitt herrschen Buche, Tanne und Fichte, vereinzelt auch Erle, in wechselnder Folge. In den Tief- und Mittellagen sind die Buchenwerte relativ hoch (bis 56,3%), zum Teil auch die Tannenwerte (bis 34,7%), während die Fichte stark zurücktritt (außer in den Rohhumusprofilen).

In den Hochlagen führen im humosen Mineralboden der Rohhumusprofile Buche und Erle, mit Abstand folgen Fichte und Tanne; im Moor herrscht zum Teil die Fichte vor, zum Teil sind Buche, Tanne und Fichte etwa gleich stark vertreten. Die empirische Grenze von *Carpinus* fällt in vielen Diagrammen mit dem Beginn dieses Abschnitts zusammen; meist zeigt die Kurve gegen Ende von IX einen deutlichen Gipfel.

Die Summe der NAP (= Nichtbaumpollen) ist relativ gering; Siedlungszeiger kommen vereinzelt — vor allem in den obersten Proben — und nur mit sehr geringen Werten vor. In den Rohhumusdiagrammen der Hochlagen fällt der hohe Anteil der Farnsporen auf. — Als Grenze gegen X wurde im allgemeinen der Beginn der geschlossenen Getreidekurve gewählt.

X. Fichtenzeit. Dieser Abschnitt ist gekennzeichnet durch die Vorherrschaft der Fichte, vereinzelt auch der Kiefer und Birke, die in allen Diagrammen relative Höchstwerte erreichen. Buche und Tanne treten im Verlauf der Fichtenzeit immer mehr zurück. Die Erle kommt gegenüber IX mit viel geringeren Werten vor. Die Kurve von *Carpinus* fällt vielfach ab und ist nicht mehr geschlossen. Die Summe der NAP ist erheblich höher als in IX, die Pollendichte entsprechend geringer. Siedlungszeiger kommen regelmäßig vor, besonders Pollen vom Getreidetyp (cf. *Secale*), *Plantago* und *Rumex*. Man kann drei Unterabschnitte unterscheiden:

Xa. Fagus und *Abies* noch verhältnismäßig häufig; in den Mittel- und Tieflagen meist häufiger als *Picea*. Getreidewerte in allen Höhenlagen 1% oder etwas darüber.

Xb. Fagus und *Abies* treten stärker zurück, vor allem in den Hochlagen. *Betula* erreicht in den meisten Diagrammen relative Höchstwerte, *Pinus* entweder in diesem oder (häufiger) im nächsten Unterabschnitt. Zur Abgrenzung von Xa kann weiter der Beginn des steileren Anstiegs der Getreidekurve gewählt werden, die in den Tief- und Mittellagen Höchstwerte erreicht. (Mittelwerte [Arber]: Tieflagen: 4,1%; Mittellagen: 5,8%; Hochlagen: 3,7%.)

Xc. Fagus und *Abies* sind in allen Lagen nur mit sehr geringen Werten vertreten. Höchstwerte von *Picea*. *Betula* etwas weniger häufig als in Xb. Abfall der Getreidekurve in den Tief- und Mittellagen (auf 2,0 bzw. 2,4%), weiterer geringer Anstieg in den Hochlagen (auf 4,6%).

Im folgenden seien zunächst einige Diagramme als Beispiele für diese Gliederung kurz beschrieben:

1. Moordiagramme. Prof. 1, Abb. 1 (Rotfilz 600 m) kann als Beispiel eines Hochmoores der Tieflagen gelten. Während IX herrscht *Fagus*, danach *Abies* und *Picea*. Gegen Ende von IX ist das *Carpinus*maximum (1,6%) erkennbar. Die empirische und rationelle Getreidegrenze fallen zusammen; der Abschnitt Xa ist dementsprechend kurz, Xb dagegen gut vertreten, durch hohe NAP-Werte, besonders von Getreide, aber auch von *Rumex*, *Plantago* u. a. ausgezeichnet. Schon an der Wende IX/X hat ein *Pinus*-Anstieg eingesetzt, der in erster Linie auf einen zunehmenden Bewuchs der Moorfläche mit *Pinus mugo* zurückgehen dürfte. Xb ist außerdem durch hohe *Betula*werte gekennzeichnet, in denen wohl die Förderung der Birke durch die Besiedlung zum Ausdruck kommt. In Xc sind nur wenige Prozent *Abies* und *Fagus* vorhanden, *Betula* unter 10%.

Prof. 5, Abb. 2 (bei Althütte 907 m), als Beispiel eines Hochmoores der mittleren Lagen. Während IX herrschen *Fagus* und *Abies* weitaus vor, mit Abstand folgen *Picea* (im Mittel 11%) und die übrigen Holzarten (alle unter 10%). An der Grenze IX/X liegt das *Carpinus*maximum mit 1,3%. Ebenso wie in Prof. 1 erreicht Getreide in dem gut ausgeprägten Abschnitt Xb seinen Höchstwert (7,5%) und geht in Xc wieder zurück. Xb ist weiter gekennzeichnet durch hohe *Pinus*werte,

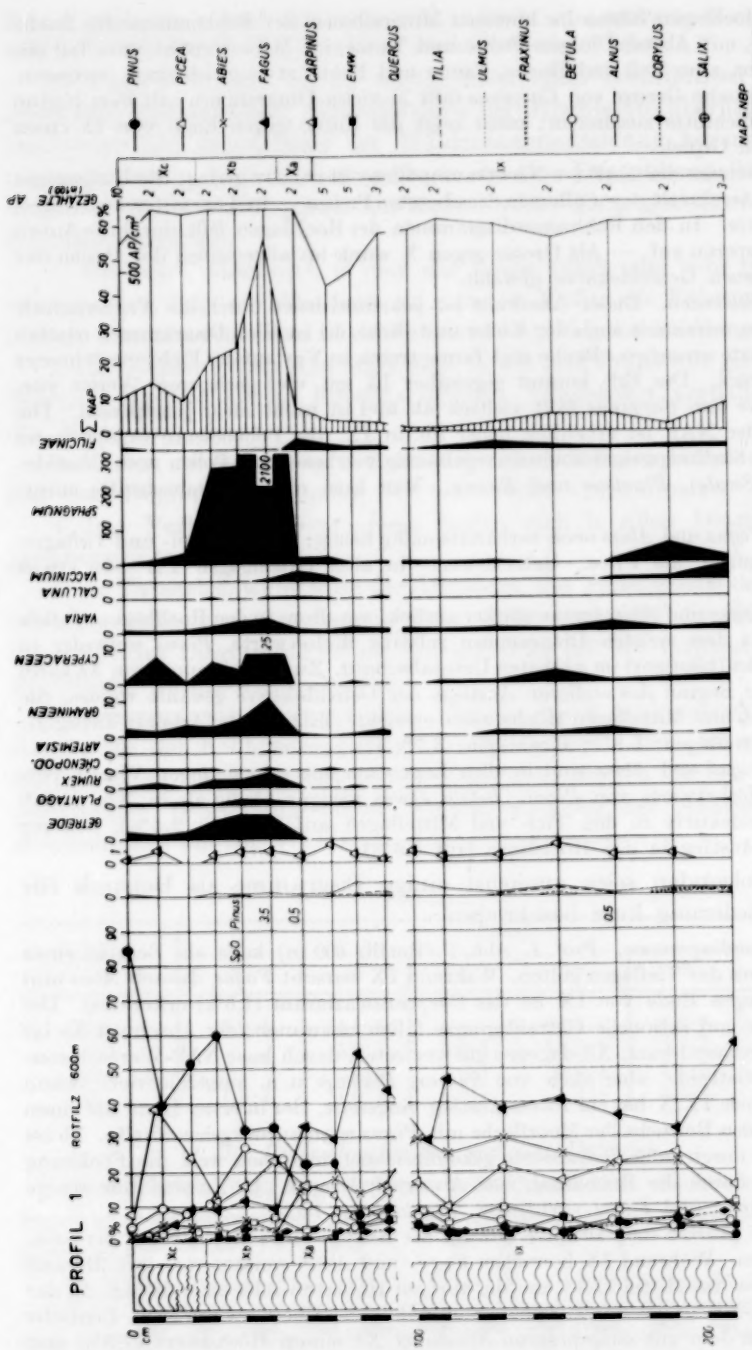

Abb. 1. Rotfilz, Hochmoor, 600 m.

in denen sich vor allem die Ausbreitung von *Pinus silvestris* auf der Moorfläche abzeichnen dürfte. *Picea* erreicht erst in Xc die absolute Vorherrschaft. In der Oberflächenprobe sind *Fagus* und *Abies* unter 10% gesunken.

Prof. 7, Abb. 3 (westl. Arbersteig 1245 m), als Beispiel eines Moores der Hochlagen. Während IX herrscht die Buche vor, dicht gefolgt von Tanne und Fichte. Von den übrigen Gattungen sind *Pinus*, *Betula* und *Alnus* am stärksten vertreten, im unteren Teil dieses Abschnitts gleichmäßig, während im mittleren Teil *Pinus*, im oberen *Alnus* führt. *Carpinus* erreicht kurz vor der Wende IX/X ihr Maximum (2,3%). Von der Fichtenzeit ist vor allem Xa gut ausgeprägt und durch die Vorherrschaft von *Picea* und geringe Getreidewerte gekennzeichnet. Die *Carpinus*kurve fällt ab und ist nicht mehr geschlossen. Von den jüngeren Abschnitten ist nur Xb in den beiden obersten Proben vertreten. Unter ihnen ist die Oberflächenprobe durch die Vorherrschaft von *Pinus*, *Picea* und *Betula* ausgezeichnet, außerdem durch hohe NAP-Werte, vor allem von Getreide, *Plantago* u. a.

Die hohen *Pinus*- und *Betula*werte in der obersten Probe, die auf Nah- und Ferntransport aus tieferen Lagen (unter 800—900 m) zurückgehen, zeigen, wie stark zugewehte Pollenmengen die Spektren der Hochlagen beeinflussen können (vgl. auch die Profile 10, 14, 16 und 17).

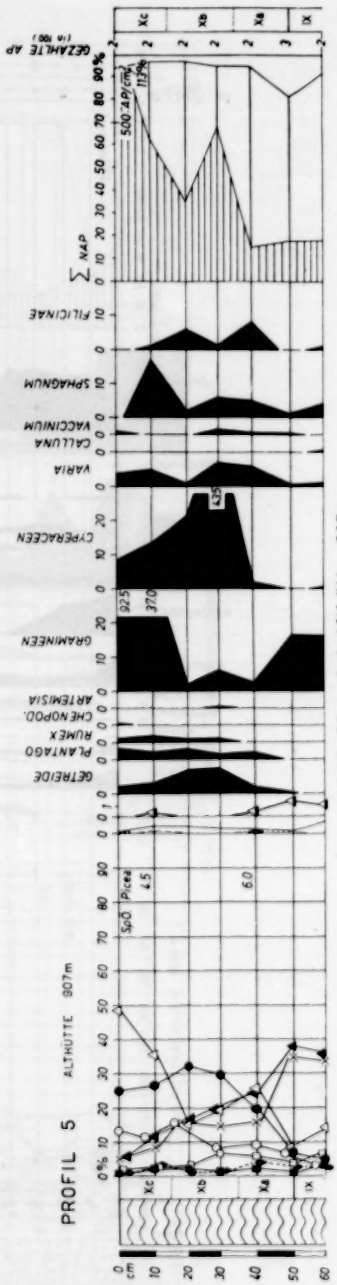

Abb. 2. Moor bei Althütte, 907 m.

2. Rohhumusdiagramme. Prof. 3, Abb. 4 (Rotau 590 m), als Beispiel eines Fichtenrohhumus der Tieflagen. Während IX herrschen *Fagus*, *Picea* und *Alnus* vor, mit Abstand folgen *Betula*, *Corylus* und *Abies*. Die *Carpinus*werte sind sehr niedrig, ein deutliches Maximum ist nicht erkennbar. Mit der empirischen Getreidegrenze beginnt die Vorherrschaft der Fichte, in einigem Abstand folgen *Betula* und *Pinus*. NAP und Getreide sind während des ganzen Abschnitts X etwa gleich häufig; Xa und Xb lassen sich hier nicht unterscheiden, dagegen hebt sich Xc durch den starken Rückgang von *Fagus* und *Abies* deutlich ab. Auch *Betula* geht in der Oberflächenprobe wieder zurück.

Prof. 10, Abb. 5 (Kl. Arber 1375 m), als Beispiel für einen Fichtenrohhumus der Hochlagen mit *Sphagnum*auflage. Während IX herrschen im humosen Mineralboden

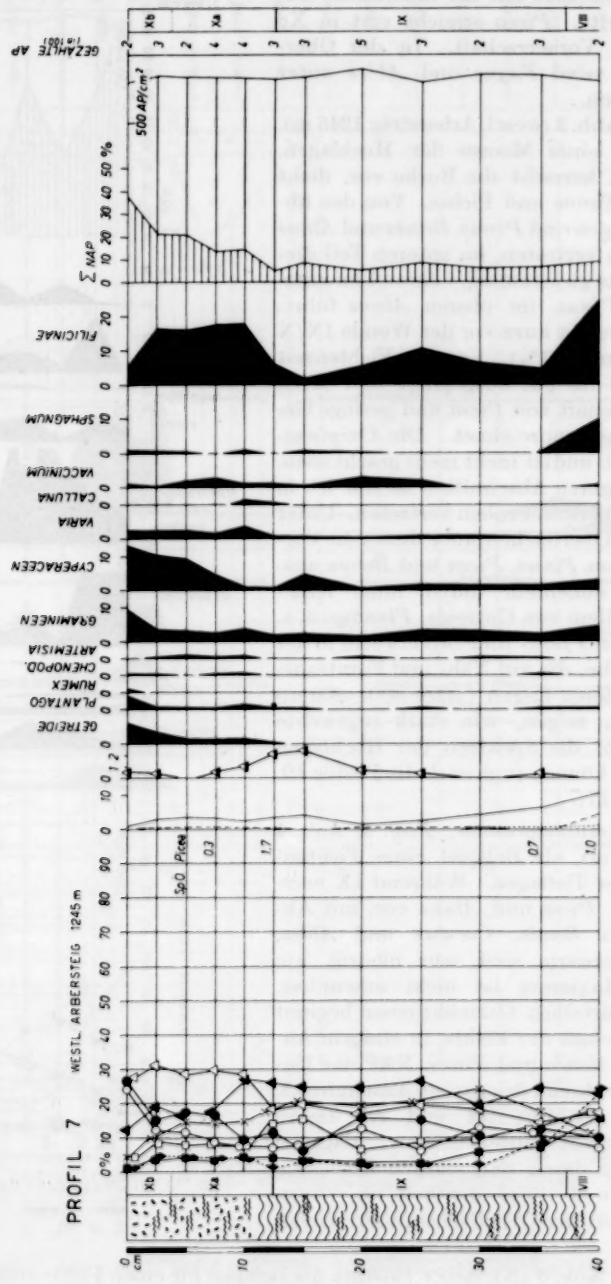

Abb. 3. Moor westlich Arbersteig, 1245 m.

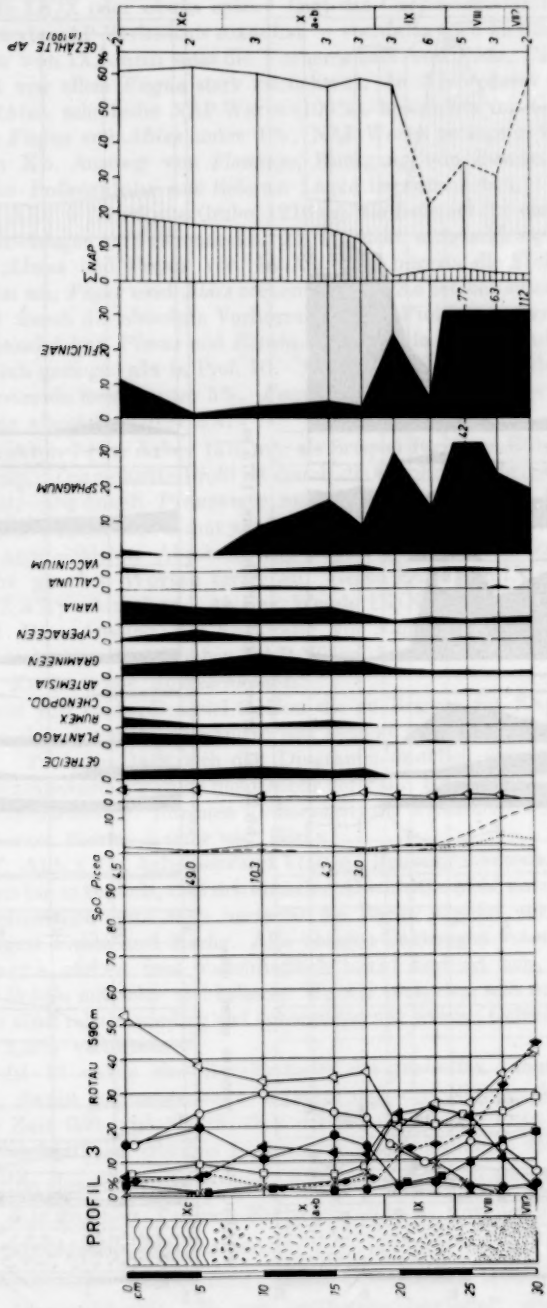

Abb. 4. Rotau, Fichtenrohhumus, 590 m.

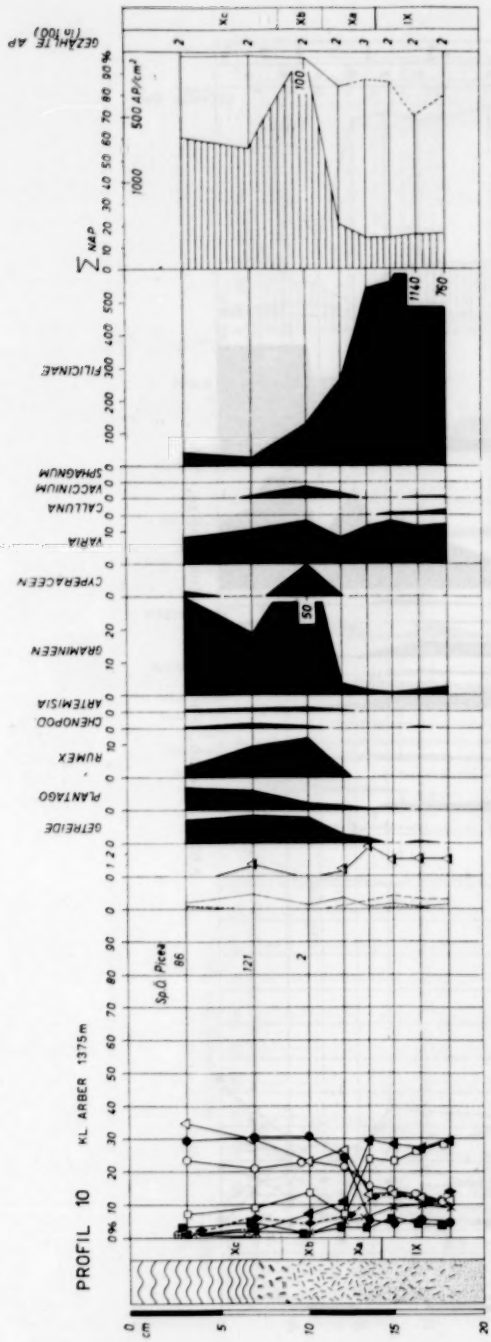

Abb. 5. Kl. Arber, Fichtenrohhumus, 1375 m.

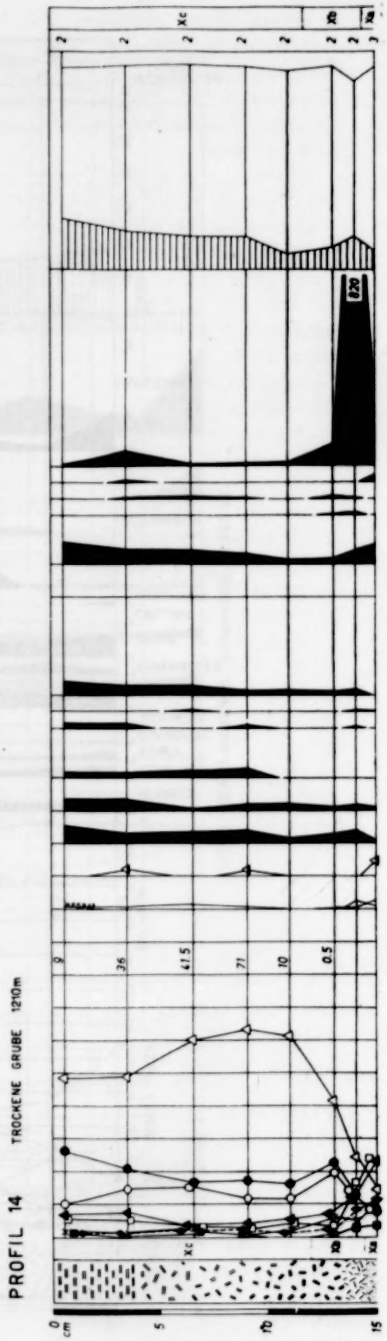

Abb. 6. Trockene Grube, Fichtenrohhumus, 1210 m.

Fagus und *Alnus* vor, mit weitem Abstand folgen *Picea*, *Betula*, *Corylus* und *Abies*. An der Wende IX/X oder etwas später liegt das *Carpinus*maximum (2,3%). In Xa entspricht das AP-Verhältnis zunächst — ebenfalls noch im humosen Mineralboden — dem von IX, dann setzt die Vorherrschaft von *Picea*, *Pinus* und *Betula* ein, während vor allem *Fagus* stark zurücktritt. In Xb weiterer Rückgang von *Fagus* und *Abies*, sehr hohe NAP-Werte (100%), besonders von Getreide, *Rumex* u. a. In Xc *Fagus* und *Abies* unter 3%, NAP-Werte geringer; Getreide ebenso häufig wie in Xb, Anstieg von *Plantago*, Rückgang von *Rumex*. Auch hier ist die erhebliche Pollenzufuhr aus tieferen Lagen hervorzuheben.

Prof. 14, Abb. 6 (Trockene Grube 1210 m), als Beispiel für einen Fichtenrohhumus der Hochlagen mit Streudecke. IX ist nicht aufgeschlossen. In Xa herrschen noch *Alnus* und *Fagus* vor, in Xb führt bereits die Fichte, *Pinus* und *Betula* steigen an, *Fagus* und *Abies* treten zurück. Xc ist besonders deutlich ausgebildet und durch die absolute Vorherrschaft der Fichte ausgezeichnet. Erst in weitem Abstand folgen *Pinus* und *Betula*. Hier ist die Pollenzufuhr aus den Tieflagen erheblich geringer als in Prof. 10. Die NAP-Werte liegen dementsprechend niedriger, Getreide meist unter 5%. *Fagus* in Xc etwas häufiger als in Prof. 10 (5,2%), *Abies* ebenfalls unter 3%.

Prof. 16, Abb. 7 (Gr. Arber 1370 m), als Beispiel für einen Rohhumus aus dem Knieholzgürtel. Das gesamte Profil ist durch die absolute Vorherrschaft von *Pinus* ausgezeichnet. Die hohen *Pinus*werte müssen größtenteils lokal bedingt sein, da sich die Werte von IX und X nur wenig unterscheiden. Von *Pinus* abgesehen sind in dem gut ausgebildeten Abschnitt IX *Fagus*, *Picea* und *Abies* am häufigsten mit ungefähr gleichen Werten vertreten. Gegen Ende von IX ist das *Carpinus*maximum (2,3%) erkennbar. An der Wende IX/X setzt neben einem *Pinus*-, *Betula*- und *Picea*-Anstieg der Rückgang von *Fagus* und *Abies* ein. Xb läßt sich auf Grund der relativ hohen NAP-Werte, besonders von Getreide, von Xa abgrenzen. Xc ist nicht aufgeschlossen.

Schon auf das letzte Beispiel treffen die zu Beginn des Kapitels gegebenen Kennzeichen der einzelnen Abschnitte nur bedingt zu, da *Pinus* im ganzen Profil vorherrscht. Trotzdem läßt sich das Diagramm deutlich untergliedern. Das ist in den Buchenrohhumusprofilen nicht mehr der Fall. Ebenso fehlt diesen Diagrammen ein Kennzeichen der jüngsten Fichtenzeit: die Fichtenvorherrschaft oder das Dominieren von Fichte, Kiefer und Birke.

Prof. 17, Abb. 8 (Gr. Arberseewand 1180 m), Buchenrohhumus. Der Verlauf der Pollenkurven ist so ähnlich, daß sich einzelne Abschnitte nicht unterscheiden lassen. Mit durchschnittlich etwa 60% herrscht die Buche absolut vor, erst in weitem Abstand folgen Fichte und Kiefer. Alle übrigen Gattungen unter 5%. Die hohen Buchenwerte dürften fast ausschließlich lokal bedingt sein, da sonst *Picea*, *Pinus* und *Betula* mit sehr viel höheren Werten vertreten sein müßten. Auch die NAP-Werte sind relativ niedrig und schwanken nur wenig; Getreide ist mit durchschnittlich 2,5% vertreten.

Im Profil 17 wurde der Zeitabschnitt des gesamten Diagramms mit X(c) bezeichnet; damit soll angedeutet werden, daß die Bildung des Rohhumus in die jüngste Zeit fällt (vgl. S. 118), daß der Abschnitt aber nicht mit dem ganzen jüngsten Abschnitt der übrigen Diagramme übereinstimmen muß.

Mit Hilfe der Siedlungszeiger, vor allem der Getreidekurve, läßt sich das Ende der Buchen-Tannen-Fichtenzeit bzw. der Beginn der Fichtenzeit folgendermaßen bestimmen:

Der Bayerische Wald gehört nach Gradmann (1931, S. 364) zu den Gebieten Deutschlands, die am spätesten besiedelt wurden. Im ein-

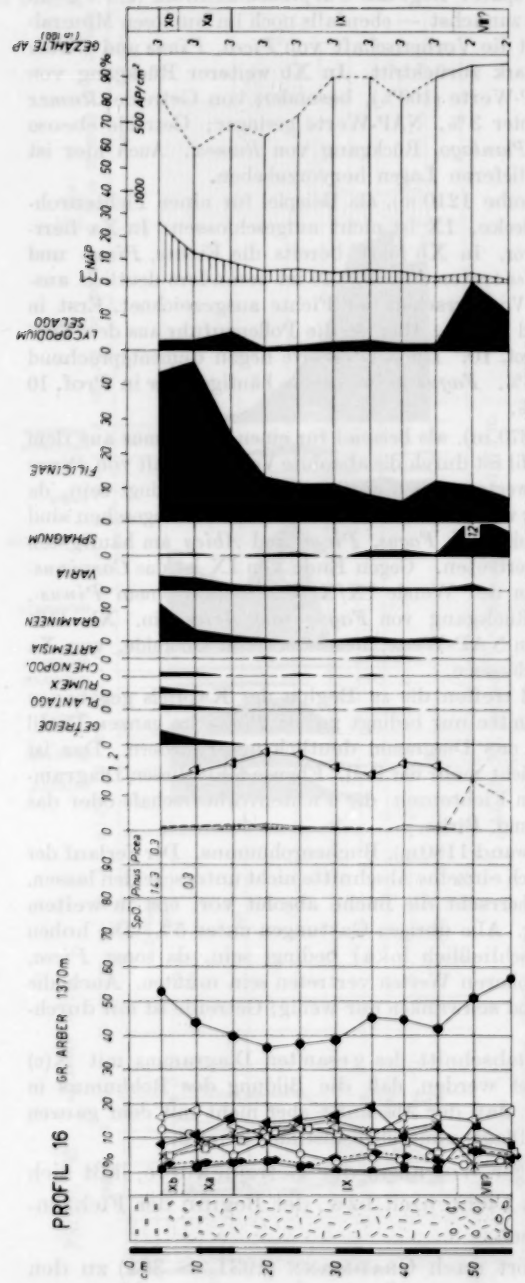

Abb. 7. Gr. Arbergipfel, Rohhumus aus dem Knieholzgürtel, 1370 m.

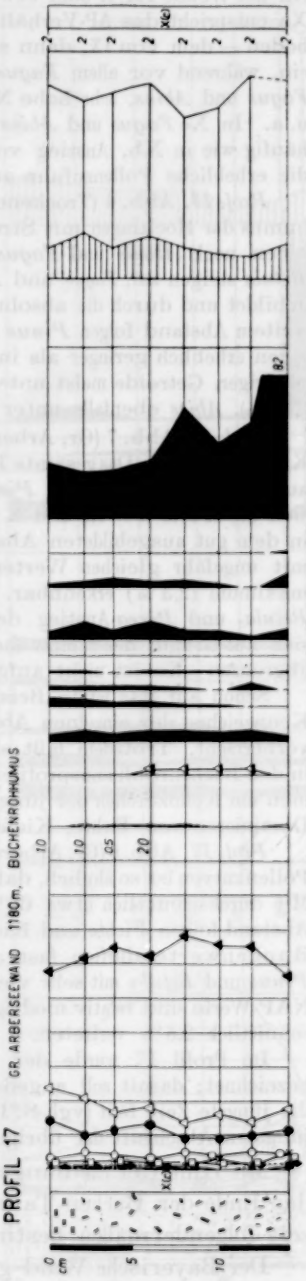

Abb. 8. Gr. Arberseewand, Buchenrohhumus, 1180 m.

zelnen stehen nach MAYR (1912) und MUGGENTHALER (1929) folgende Daten zur Verfügung:

Vor- und frühgeschichtliche Siedlungen gab es nur weit entfernt vom Gebirgskamm in der Donauniederung und der Chamer Bucht. Auch die frühmittelalterliche Siedlungsperiode unter den Agilolfingern beschränkte sich auf bestimmte Plätze an der Donau und am Unterlauf des Regen. Die erste Rodungsperiode fällt in das 9.—11. Jahrh. und erfaßt vor allem weitere Teile des Chamer Beckens, Teile des Pfahlgebirges und das mittlere Regental bis Kötzting und Viechtach. Der innere Wald wurde erst durch die zweite Rodungsperiode (12.—14. Jahrh.) erschlossen. Die große Anzahl von Ortsnamen auf -ried, -schlag, -mais und -brand, deren Gründung in diese Zeit fällt, spiegelt die ausgedehnte Rodetätigkeit der Siedler wider. Mit dem Ende des 14. Jahrh. ist die Besiedlung im wesentlichen abgeschlossen.

Eine weitere Rodungsperiode, die aber nur das Gebiet zwischen Lusen und Plöckenstein betrifft, läßt sich für das 16. und 17. Jahrh. feststellen. Hier werden von den Passauer Fürstbischöfen sehr hochgelegene (über 1000 m) und damit klimatisch ungünstige Teile des Waldes zum Grenzschutz besiedelt.

Bergbau gibt es auf der böhmischen Seite des Gebirges bereits im 12. Jahrh., doch erst in der 2. Hälfte des 14. Jahrh. beginnt im Arbergebiet (Eisenstein, Bodenmais) der Abbau von Eisen und Schwefelkies. Während der Betrieb in Eisenstein im 16. Jahrh. wieder eingestellt wird, entwickelt sich das Bodenmaiser Bergwerk im 15. und 16. Jahrh. sehr stark. Der Einfluß dieses Bergwerks auf die Waldentwicklung im Arbergebiet — Bodenmais liegt nur 5 km vom Arbergipfel entfernt — ist sehr groß gewesen. Genauere Angaben über die Waldnutzung finden sich bei LEYERER (1924) und in alten Forst- und Bergamtsakten. Danach sind vor allem die Tief- und Mittellagen genutzt worden, und zwar so stark, daß sich bereits um 1750 ein fühlbarer Holzmangel bemerkbar machte. Demgegenüber war die Nutzung der Hochlagen wegen der hohen Bringungskosten nur gering, in manchen Bezirken (z. B. Arberseewand) fehlte sie vollständig. Nach einer Bestandsbeschreibung von 1819 (Act des Forstamtes Zwiesel A 1/30, Staatsarchiv Landshut) beherrschte damals die Tieflagen der alten Bodenmaiser Waldungen ein Birken-Fichtenwald, die mittleren Lagen ein Fichten-Buchenwald, und die Hochlagen ein überständiger (200—300jähriger) Fichtenwald mit einzelnen Buchen.

Eine starke Waldnutzung bringen auch die Glashütten mit sich, die nach DIRSCHERL (1938) im 14. Jahrh. zum erstenmal erwähnt werden. Sie dringen vor allem im 15. und 16. Jahrh. immer weiter in den noch weitgehend unbesiedelten Wald vor. Wie groß ihr Holzbedarf war, geht daraus hervor, daß die Hütten wegen Holzmangels alle 25—70 Jahre verlegt wurden. Dabei mußte für die Gewinnung der Pottasche viel mehr Holz (vor allem Buche) aufgewendet werden als für den Hüttenbrand. Wahrscheinlich haben die Aschenbrenner auch in den Wäldern der Hochlagen gebrannt, häufiger aber an bringungsmäßig günstigeren Orten, worüber sich die Forstbehörde 1795 (SCHÜPFER 1917) beschwert.

Aus den Glashütten sind nach deren Verödung eine Anzahl kleinbäuerlicher Siedlungen hervorgegangen (im Arbergebiet z. B. Rabenstein, Schachtenbach, Althütte, Neuhütte, Seebachhütte, Arberhütte).

Eine starke Waldweide wurde vor allem im 17. und 18. Jahrh. betrieben; sie hat sich in den Bodenmaiser Waldungen bis heute erhalten, während in den anderen Gebieten die Weiderechte im 19. Jahrh. weitgehend abgelöst wurden. Die Waldweide hat hauptsächlich das Waldbild der Hochlagen verändert; zahlreiche Weideschachten haben den schon von Natur aus nicht sehr dichten Hochlagenwald weiter aufgelichtet. An vielen Stellen wurde dadurch die obere Waldgrenze weiter herabgedrückt.

Aus diesen Daten geht hervor, daß mit nahen, bis auf wenige Kilometer an den Gebirgskamm heranreichenden Siedlungen nicht vor dem 13.—14. Jahrh. zu rechnen ist. In diese Zeit kann man also den Beginn der geschlossenen Getreidekurve legen. Mit der von Bergbau und Glashütten betriebenen starken Waldnutzung ist dann im 15., vor allem aber vom 16.—18. Jahrh. eine Auflichtung der Wälder verbunden, die in dem Anstieg der Siedlungszeiger, den hohen NAP-Werten und dem Rückgang der Pollendichte zum Ausdruck kommt. Seit Beginn der geregelten Forstwirtschaft (um 1800) wurde ein Teil der Birken- und Birken-Fichtenwälder der tieferen Lagen in Fichtenforste oder Fichten-Buchenwälder umgewandelt; darauf dürfte der Rückgang der Birkenwerte und der Anstieg der Fichtenkurve in Xc zurückgehen. Etwa zur gleichen Zeit (zum Teil auch schon früher) verlassen die Glashütten die mittleren Lagen; ihr Standraum beschränkt sich auf die verkehrstechnisch günstigeren Täler (Aufkommen der Kohlenfeuerung). Diese Tatsache dürfte den Rückgang der Auflichtung in Mittel- und Tieflagen bedingen, der in dem Abfall der Getreidekurve zum Ausdruck kommt.

Die Grenze zwischen IX und Xa kann demnach ins 13.—14. Jahrh. verlegt werden, die zwischen Xa und Xb ins 16. Jahrh. und die Grenze zwischen Xb und Xc in den Beginn des 19. Jahrh. (vgl. Tabelle 5).

Im ganzen genommen lehren also die Diagramme, daß die Wälder des inneren Bayerischen Waldes bis ins 14. oder 15. Jahrh. vorwiegend von Buchen und Tannen, daneben — vor allem in höheren Lagen — auch von Fichten beherrscht worden sind. Im Laufe der Siedlungszeit, also der letzten 500—650 Jahre, wurden Tanne und Buche immer mehr von der Fichte verdrängt, der Waldmantel gelichtet. In tieferen Lagen, wohl besonders auf den Talböden, spielten vor der Besiedlung auch Erle und Hainbuche (die Hainbuche vielleicht mehr im Vorland?) eine größere Rolle. Durch die den Tälern folgende Besiedlung wurden sie an vielen Stellen vernichtet, während sich gleichzeitig Birken und auch Kiefern in den durchlichteten Wäldern auszubreiten begannen.

Lassen sich nun in dem Waldbild der Buchen-Tannen-Fichtenzeit Höhenstufen unterscheiden, und läßt sich das Schicksal ihrer Bestockung seit der Besiedlung genauer bestimmen?

3. Die Waldverhältnisse während der Buchen-Tannen-Fichtenzeit.

Während der Buchen-Tannen-Fichtenzeit wurde der Pollenniederschlag in den Hochlagen (in der heutigen Fichtenstufe) neben dem Pollen von *Picea* in etwa gleicher Häufigkeit von *Fagus* und (etwas weniger) von *Abies* gebildet. Diese Tatsache wäre am leichtesten durch die Annahme verständlich, daß damals auch in den Hochlagen — ähnlich wie in den Mittel- und Tieflagen — alle drei Holzarten, vor allem aber Buchen und Fichten an der Zusammensetzung der Wälder beteiligt

Tabelle 5. *Übersicht über die jüngere Waldentwicklung im Arbergebiet.*

Zeit	Siedlungs- und Forstgeschichte	Pollendiagramme	Getreide	Datierung
Ab 1800	Beginn der geregelten Forstwirtschaft; damit vielfach Umwandlung der Birken- und Birken-Fichtenwälder in Fichtenforste bzw. Fichten-Buchenwälder. Glashütten verlassen mittlere Lagen (z. B. Althütte; Schachtenbach). Rückgang der Auflichtung, Beginn einer geregelten, aber sehr schwachen Nutzung der Hochlagen	Deutlicher Anstieg der Fichte, besonders in den Mittel- und Tieflagen. Buche und Tanne nur mit wenigen Prozenten vertreten (in allen Höhenlagen!). Birke fällt vielfach ab. Getreide in M- und T-Lagen weniger häufig als in Xb, in Hochlagen etwas häufiger	H: 4,6% M: 2,4% T: 2,0%	Xc
				etwa 1800
etwa 1500—1800	Starke Holzentnahme durch Bergwerk und Glashütten in Tief- und Mittellagen. Starke Ausbreitung von Birken- und Birken-Fichtenwäldern in Siedlungsnähe	Buche und Tanne treten weiter zurück, vor allem in den Hochlagen. Starke Ausbreitung von Birke und Kiefer. Birke erreicht meist relative Höchstwerte. Getreidemaximum in M- und T-Lagen	H: 3,7% M: 5,8% T: 4,1%	Xb
				Anfang 16. Jh.
etwa 1300—1500	Weitergehende Rodung der Täler; Holznutzung für Bergwerk und Glashütten noch gering	Zunächst herrschen weiterhin Buche und Tanne bzw. in den Hochlagen Buche und Fichte, dann beginnt die Fichte sich auszubreiten. Getreidewerte: 1% oder etwas darüber. Grenze zu IX: Beginn der geschlossenen Getreidekurve	H: 1,1% M: 1,4% T: 1,0%	Xa
				13.—14. Jh.
etwa 1150—1400	2. Rodungsperiode; gegen deren Ende auch nahe am Gebirgskamm gelegene Siedlungen	Vorherrschen von Buche und Tanne; Fichte nur in Hochlagen oder im Rohhumus der Auwälder gleich häufig oder etwas häufiger als Buche und Tanne	Spuren	IX

H = Hochlagen, M = Mittellagen, T = Tieflagen.

waren. Läßt sich ein solcher Schluß aber wirklich zweifelsfrei ziehen, oder kann der Buchen- und Tannenpollen aus den Tieflagen stammen?

Man muß im Gebirge sicher mit der Zuwehung erheblicher Pollenmengen aus den Tieflagen rechnen. Wie stark diese Pollenzufuhr jeweils gewesen ist, läßt sich aber nur schwer beurteilen.

In den obersten fichtenzeitlichen Proben von Prof. 10 (vom Gipfel des Kl. Arber) sind mindestens 60% der Baumpollen (vor allem *Pinus*, *Betula* und *Alnus*) aus tieferen Lagen unter 900 m eingeweht worden. Sehr wahrscheinlich stammt auch ein Teil des Fichtenpollens aus den heute fichtenreichen Wäldern der Buchen-Tannenstufe, da die Fichte dort reichlicher und häufiger blüht als in der Fichtenstufe, besonders im Vergleich zu der obersten Kampfzone, in der Prof. 10 liegt (entsprechende Höchstwerte von Getreide: 8,5%). In weniger exponierten Lagen der Fichtenstufe (z. B. Prof. 13 und 14) ist der Anteil der zugewehten Pollenmengen geringer, beträgt aber immer noch 35—50%.

Auch in der Buchen-Tannenstufe spielt der Nah- und Weitflugniederschlag eine Rolle. Leider läßt sich zum Vergleich mit den Profilen der Fichtenstufe nur der Buchenrohhumus heranziehen, da sich in den übrigen Profilen der örtliche Niederschlag von *Pinus* und *Betula* vom Nah- und Weitflugniederschlag nicht trennen läßt. Im Buchenrohhumus der oberen Buchen-Tannenstufe (Prof. 17, 29) ist der Anteil des Nah- und Weitflugniederschlages relativ gering; hier sind nur 15—30% der Baumpollen aus tieferen Lagen eingeweht.

Der Anteil des Nah- und Weitflugniederschlages in den einzelnen Höhenlagen könnte ein Maß für ihre Eigenproduktion ergeben, vorausgesetzt, daß der absolute Nah- und Weitflugniederschlag überall gleich ist. Leider sind für einen solchen Vergleich nur die wenigen Arten geeignet, die sicher nicht örtlich oder in der Umgebung vorgekommen sind (vgl. Tabelle 6).

Tabelle 6. *Mittelwerte von Carpinus, Quercus und Tilia in Prozent (bezogen auf Picea, Abies und Fagus = 100%*[1]*).*

		Ca	*Qu + Ti*	Gezählte AP
Xa + Xb	Mittellagen (2 Moore). .	0,45	2,01	1800
	Hochlagen (3 Moore) . .	0,54	4,44	2600
IX	Mittellagen (2 Moore). .	0,86	3,64	2100
	Hochlagen (3 Moore) . .	1,94	5,57	2800

[1] Die Bezugnahme auf *Picea*, *Abies* und *Fagus* = 100% wird dadurch notwendig, daß in den mittleren Lagen die örtlichen Vorkommen von Erle (in IX), Kiefer und Birke (in X) den Anteil des Nah- und Weitflugniederschlages herabdrücken.

Aus Tabelle 6 ergibt sich, daß der Anteil von *Carpinus*, *Quercus* und *Tilia*, die weder in IX noch in X oberhalb 700—800 m vorgekommen sein dürften, in den Hochlagen höher ist als in den Mittellagen, und zwar sowohl in IX als auch in X. Danach müßte also die Eigenproduktion der Mittellagen merklich größer sein als die der Hochlagen.

Man könnte geneigt sein, das Verhältnis nach Tabelle 6 zu berechnen und quantitativ anzugeben. Doch zeigen die Unterschiede im Verhalten von *Carpinus*, *Quercus* und *Tilia*, daß die Zahlen für eine solche Berechnung statistisch nicht genügend gesichert sind.

Für die Fichtenzeit muß sich dieses Verhältnis noch mehr im Sinne eines relativ höheren Weitfluganteils, also einer geringeren Pollenproduktion der Hochlagen,

verschieben, da Buche und Tanne in Xa und Xb sicher in der unmittelbaren Umgebung der Moore der mittleren Lagen vorkamen (zum Teil dort also örtlichen Niederschlag erzeugten), in der Umgebung der Hochlagenmoore aber (besonders die Tanne) spätestens in Xb fehlten. Durch die rechnerische Einbeziehung von Buche und Tanne in die Eigenproduktion der Hochlagen wird also zumindest für Xb der dortige Anteil des Nah- und Weitflugniederschlages herabgedrückt. Wenn er trotzdem noch erheblich höher ist als in den mittleren Lagen, so spricht das um so mehr für deren größere Pollenproduktion.

Bei diesem Vergleich wird aber vorausgesetzt, daß der absolute Nah- und Weitflugniederschlag in allen Höhenlagen gleich ist. Tatsächlich dürfte dies kaum der Fall sein. Nach den Untersuchungen von Rempe (1937) werden erhebliche Pollenmengen durch Regen, vor allem durch Gewitterregen, niedergeschlagen. Nun fallen in höheren Lagen erheblich größere Regenmengen als in tieferen Lagen, außerdem ist die Regenhäufigkeit dort größer; dadurch wächst auch der Nah- und Weitflugniederschlag mit zunehmender Höhe. In den Hochlagen wird also der Anteil der Eigenproduktion wahrscheinlich durch einen absolut größeren Nah- und Weitflugniederschlag herabgedrückt. Damit wird eine quantitative Beurteilung der Eigenproduktion der einzelnen Lagen sehr schwierig, wenn nicht überhaupt unmöglich, da die verschiedenen Regenmengen allein noch keinen Anhaltspunkt ergeben, wie groß der absolute Anteil des Nah- und Weitflugniederschlages in den einzelnen Höhenlagen ist.

Heute und während der ganzen jüngeren Fichtenzeit muß die Pollenzufuhr aus den Tieflagen insofern sehr hoch sein, als seit einigen Jahrhunderten in den Tieflagen die viel Pollen erzeugenden Kiefern und Birken (unter den Nichtbaumpollen der Roggen) eine sehr große Rolle spielen. Aber auch während der Buchen-Tannen-Fichtenzeit kann die Pollenzufuhr aus den Tieflagen bedeutend gewesen sein, und zwar an Baumpollen insofern relativ bedeutender als heute, als damals in den Tieflagen die Wälder noch fast völlig geschlossen waren.

Firbas und Losert (1949) haben in den Sudeten das Fehlen einer reinen Fichtenstufe und das Vorhandensein buchenreicher (und zum Teil auch tannenreicher) Wälder in der heutigen subalpinen Stufe dadurch zu beweisen versucht, daß sie eine Reihe von Mooren aus der Buchen-Tannenstufe verschiedener Mittelgebirge mit den subalpinen Riesengebirgsmooren verglichen. Während die subalpinen Riesengebirgsmoore heute von über 2000 ha Fichtenwald und einem ausgedehnten Knieholzgürtel umgeben sind, waren die Moore der Buchen-Tannenstufe in der älteren Nachwärmezeit neben Fichtenwäldern geringer Ausdehnung (meist unter 100 ha) vor allem von Buchen-Tannenwäldern umschlossen. Trotzdem finden sich in diesen Mooren (in IX) mindestens so hohe, vielfach höhere Fichtenwerte als gleichzeitig in den Riesengebirgsmooren der subalpinen Stufe (vgl. Tabelle 7). Firbas und Losert schließen daraus, daß die subalpinen Moore des Riesengebirges noch während der Buchen-Tannenzeit von buchen- und tannenreichen Wäldern umgeben gewesen sein müssen.

Auf den Bayerischen Wald läßt sich diese Beweisführung leider nicht übertragen. Denn hier schwanken die Fichtenanteile in allen Höhenlagen sehr stark, und zwar in den Hochlagen zwischen 29,5 und 62,0% in 6 Mooren (vgl. Tabelle 8), in den tiefen und mittleren Lagen sogar

Tabelle 7. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab und Fa). Buchen-Tannenzeit.* (Nach FIRBAS und LOSERT 1949, Tabelle 2.)

Gebiet	Meereshöhe (m)	*Picea*	*Abies*	*Fagus*	Anzahl der Moore
Riesengebirge, subalpine Stufe	1420—1450	29,5	46,4	24,1	4
Altvatergebirge	1240—1290	22,9	34,5	42,6	3
Riesengebirge, obere montane Stufe	1178—1250	31,2	34,3	34,5	4
Isergebirge	750— 970	46,1	28,8	25,1	6
Böhmerwald	720—1060	46,6	27,4	26,0	7

Tabelle 8. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab und Fa) in buchen-tannen-fichtenzeitlichen Torfschichten des Böhmerwaldes.* [Nach der Zusammenstellung von FIRBAS und LOSERT (1949), nach RUOFF (1932) und eigenen Untersuchungen. Angaben über die Größe der Moore zum Teil nach SCHREIBER (1924) und FIRBAS und LOSERT.]

Moor	See-höhe (m)	*Pc*	*Ab*	*Fa*	Größe des Moores (ha)	Gesamtgröße[1] (ha)	Anzahl der Proben
Lackaberg (26)[2]	1337	36,6	31,3	31,1	1	5	6
Spitzbergfilz (19)	1321	38,4	26,6	35,0	0,6	10	5
Südlich Kleiner Arber (9)	1280	34,5	30,0	35,5	1	5	4
Östlich Arbersteig (8)	1267	41,5	21,5	37,0	1	30	4
Westlich Arbersteig (7)	1245	29,5	32,5	38,0	5		6
Markfilz a. d. Filzseige (Rf)	1226	62,0	19,5	18,5	4	25	4
Seefilz bei Außergefild (Rd)	1060	42,9	33,1	24,0	97	200	4
bei Althütte (6)	908	12,8	24,2	63,0	1—2	4	5
bei Althütte (5)	907	13,5	42,0	44,5			2
Ferchenhaider Seefilz (M)	904	54,0	13,9	32,1	63	200—300	4
Seehaider Filz (M)	904	56,9	26,0	17,1			12
Weiherfilz (M)	810	34,6	32,4	33,0	77,7	300	9
Föhrau (Rf)	802	35,1	37,4	27,6	6	20	10
Großer Filz bei Spiegelau (Rf)	750	48,9	20,3	30,8	51	400	3
Meyerbach-Fleißheimer Au (M)	720	53,6	28,8	17,6	350	1000	4
Rotfilz (1)	600	21,1	27,3	51,6	18	100	10
Rotau (2)	595	18,3	21,3	60,4			3

[1] Gesamtgröße = Größe des Moores einschließlich der ungefähren Ausdehnung der moornahen Fichtenwälder. Bei diesen Angaben handelt es sich meist um sehr grobe Schätzungen auf Grund der Signatur und des Reliefs der Karte (meist der Topographischen Karte 1:25000). Die Angaben sind für die tiefen und mittleren Lagen deshalb wichtig, weil sie zeigen, daß die Größe des Moores allein noch nichts über die Ausdehnung der in ungefähr gleicher Höhe liegenden moornahen Fichtenauwälder und damit über die Höhe des zu erwartenden Fichtenanteils aussagt.

[2] Die Zahlen beziehen sich auf die Nummern der eigenen Profile, die Buchstaben auf die übrigen Bearbeiter (M MÜLLER; Rd RUDOLPH; Rf RUOFF).

zwischen 12,8 und 56,9% in 11 Mooren. Dabei wurden die höchsten Werte der Tief- und Mittellagen (Ferchenhaider Seefilz, Seehaider Filz, Meyerbach-Fleißheimer Au) in großflächigen Mooren gefunden, die inmitten weiter Talauen liegen, die mit einer Ausdehnung von mehreren Hunderten von Hektar schon der Fläche der heutigen Hochlagen nahekommen. Wenn auch nur ein Teil dieser Auen im natürlichen Zustand von Fichtenwäldern eingenommen wurde, so war deren Pollenproduktion doch wohl größer als die Produktion flächengleicher Wälder der Hochlagen. Es wirken also verschiedene Faktoren gegeneinander, die quantitativ kaum erfaßbar sind.

a) Arbergebiet. In Tabelle 10 und Abb. 9 (vgl. auch Tabelle 8 und 9) sind die Pollenanteile von *Picea*, *Abies* und *Fagus* (bezogen auf

Tabelle 9. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab und Fa) im Rohhumus und humosen Mineralboden des Bayerischen Waldes. Buchen-Tannen-Fichtenzeit (IX).*

Gebiet	Seehöhe (m)	*Pc*	*Ab*	*Fa*	Anzahl der Proben
Kleiner Arber (10)[1]A	1375	23,9	19,3	56,8	3
Großer Arber (16)[2]A	1370	32,4	32,0	35,6	5
Östlich Rachelwiese (21)[1]R	1370	27,3	21,0	51,7	3
Nördlich Rachelsteig (22)[1]R	1350	33,0	21,0	46,0	1
Großer Spitzberg (20)[1]R	1320	36,5	22,0	41,5	1
Östlich Arbersteig (13)[1]A	1275	27,0	27,0	46,0	1
Östlich Arbersteig (12)[1]A	1270	23,5	15,0	61,5	2
Hochg'fichtet (11)[1]A	1260	35,6	24,4	40,0	1
Westlich Schuhnagelkopf (23)[1]R	1230	30,0	18,0	52,0	1
Rotfilz (4)[1]A	600	37,0	28,0	35,0	4
Rotau (3)[3]A	590	39,0	19,0	42,0	2

A Arbergebiet; R Rachelgebiet. [1] humoser Mineralboden; [2] Rohhumus im Latschengürtel; [3] Fichtenrohhumus.

Tabelle 10. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab, Fa). Buchen-Tannen-Fichtenzeit.*

Arbergebiet	Größe in ha	*Picea*	*Abies*	*Fagus*	Anzahl der Profile
Tieflagen (etwa 600 m)	etwa 100				
Moor bzw. Bruch		19,7	24,3	56,0	2
Rohhumus und humoser Mineralboden		38,0	23,5	38,5	2
Mittellagen (etwa 900 m)	1—2				
Moor bzw. Bruch		13,2	33,1	53,7	2
Hochlagen (über 1200 m)	etwa 1200				
Moor (1245—1280 m)		35,2	28,0	36,8	3
humoser Mineralboden (1260 bis 1375 m), durch Infiltration beeinflußt		27,5	21,4	51,1	4

die Pollensumme dieser Arten) in der Bu-Ta-Fi-Zeit (IX) eingetragen. Vergleicht man zunächst nur die Werte in den Mooren, so sieht man, daß der Anteil der Fichte in den Tief- und Mittellagen erheblich geringer ist als in den Hochlagen, nämlich im Mittel 19,7 bzw. 13,2% gegenüber 35,2%. Die Tannenwerte unterscheiden sich nur wenig und erreichen

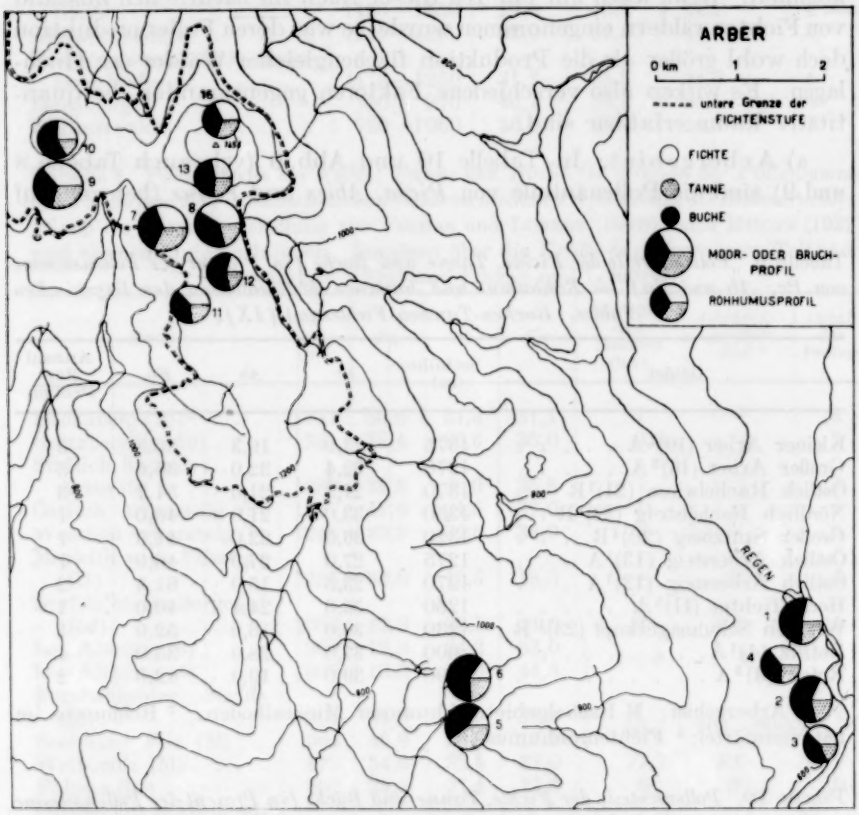

Abb. 9. Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von *Picea*, *Abies* und *Fagus*). Buchen-Tannen-Fichtenzeit (IX).

ihren höchsten Anteil in den Mittellagen. Die Buchenanteile sind in den tiefen und mittleren Lagen viel größer als in den Hochlagen, nämlich 56,0 bzw. 53,7% gegenüber 36,8%. Daraus muß man schließen, daß die Fichte in den Hochlagen wesentlich häufiger war als in den mittleren Lagen, häufiger aber auch als in den fichtenreichen Auengebieten der Arbertieflagen, und zwar um so mehr, als ein (unbekannter) Anteil des Pollenniederschlages der Hochlagen aus tieferen Lagen stammen muß, in diesem aber Buche und Tanne sicher stärker vertreten waren als die Fichte.

Es läßt sich aber nach diesen Zahlen nicht entscheiden, ob Buchen und Tannen in den Hochlagen vertreten waren oder nicht. Eine Antwort darauf scheint eher nach dem Pollengehalt der Rohhumus- und Mineral-

böden möglich. In diesen sind nämlich in den Tieflagen, von wo freilich nur zwei Rohhumusprofile vorliegen, die Fichtenanteile verhältnismäßig hoch (38,0%, also höher als in den benachbarten Mooren), in den Hochlagen die Buchenanteile (51,1% gegenüber 36,8% im Moor). Der höhere Anteil der Fichte im Rohhumus (und humosen Mineralboden) der Tieflagen gegenüber jenem im Moor ist leicht verständlich, da der in Moornähe gebildete Rohhumus dem örtlichen Einfluß der Fichte unterliegen mußte, während im mehr oder weniger offenen Moor (Prof. 1) bzw. im erlenreichen Bruch (Prof. 2) neben dem Einfluß des moornahen Fichtenwaldes der Umgebungs- und Nahflugniederschlag der Buchen-Tannenwälder deutlicher zum Ausdruck kommen konnte. Bei dem hohen Buchenanteil der Hochlagen ist aber zu bedenken, daß hier die Spektren der Bu-Ta-Fi-Zeit ausschließlich im humosen Mineralboden unter jüngerem Rohhumus gefunden wurden, also nur unter Bedingungen, in denen der Pollen von *Abies* und *Picea* erheblich untervertreten, *Fagus* (bei dieser Berechnungsart[1]) übervertreten sein muß.

Da nun die Pollenerzeugung der Hochlagenwälder, gleichgültig, von welchen Holzarten sie gebildet worden sind, aus klimatischen Gründen immer geringer sein mußte als die der Wälder tieferer Lagen, und da die Profilorte höchstens 1 km (die Moore nur 200—300 m) von der heutigen unteren Grenze der Fichtenstufe entfernt sind, wäre es durchaus denkbar, daß in einer fast reinen Fichtenstufe der Hochlagen während der Bu-Ta-Fi-Zeit im gesamten Pollenniederschlag nur etwa 30—40% von den Fichten der Hochlagen (und jenen der tieferen Lagen), 60—70% aber von Buchen und Tannen der tieferen Lagen geliefert worden sind. Nach dem Pollengehalt der Profile scheint es mir also nicht möglich zu entscheiden, ob am Arber während der Bu-Ta-Fi-Zeit eine annähernd buchen- und tannenfreie Fichtenstufe bestanden hat oder nicht.

b) Rachel- und Falkensteingebiet. Ähnliche Waldverhältnisse wie am Arber herrschten während der Bu-Ta-Fi-Zeit auch in den Hochlagen des Rachel- und Falkensteingebietes (vgl. Tabelle 8 und 9). Hier sind Buche und Fichte am stärksten vertreten, die Tanne tritt etwas zurück (besonders in den Rohhumusprofilen).

Aus den tieferen Lagen des Rachelgebietes (730—820 m) liegen einige Moordiagramme von Ruoff (1932) zum Vergleich vor. In ihnen finden sich während der Bu-Ta-Fi-Zeit Fichtenwerte, die ungefähr 2—3mal so hoch sind wie die entsprechenden Werte aus den Tieflagen des Arbers und meist auch höher als die Fichtenwerte der Rachelhoch-

[1] Bei Bezugnahme auf die AP-Summe kommt *Fagus* in IX mit etwa gleichen Werten im Moor wie im Mineralboden vor (vgl. S. 90). Wird die Buche nur auf die Pollensumme von *Pc, Ab, Fa* bezogen, so wird ihr Anteil dadurch erheblich höher, daß Fichte und Tanne im Mineralboden erheblich untervertreten sind.

lagen. Das beruht darauf, daß die Talmoore im Rachelgebiet viel ausgedehnter und zahlreicher sind als am Arber. Die Frage nach dem Alter der Fichtenstufe im Rachelgebiet läßt sich dadurch aber nicht eindeutig beantworten. Die Tieflagen zwischen 700 und 850 m sind hier sicher auch in IX sehr fichtenreich gewesen, während die Stufe zwischen 850 und 1200 m nur wenige natürliche Fichtenstandorte aufweist, wenigstens zwischen Rachel und Lusen. Der Hauptteil des eingewehten Pollens wird aber aus dieser Zone stammen, so daß sich die hohen Buchen- (und Tannen-) Werte damit erklären lassen. Die hochgelegenen Fichten-

Tabelle 11. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab, Fa) für die ältere Nachwärmezeit.*

Gebiet	Seehöhe (m)	*Pc*	*Ab*	*Fa*	Anzahl der Moore
Isargletschergebiet[1]	605— 900	36,3	22,8	40,9	10
Iller-Lechgletschergebiet[1] .	690— 900	40,0	27,6	32,4	16
Bayerischer Wald	1226—1337	40,6	26,9	32,5	6

[1] Nach FIRBAS 1952, Tabelle 3.

wälder der böhmischen Seite, die sicher auch während der Bu-Ta-Fi-Zeit in der Umgebung der ausgedehnten Moore (Kaltstauden-, Plattenhausen-, Neuhüttenfilz u. a.) vorhanden waren, dürften sich, was die Pollenzufuhr angeht, nicht so stark ausgewirkt haben, da die vorherrschenden Winde aus westlichen Richtungen kommen.

Abschließend sei nochmals betont, daß die Pollengehalte der hochgelegenen Moore des Bayerischen Waldes in der Bu-Ta-Fi-Zeit durchaus nicht der Annahme widersprechen, daß auch diese Moore von einem gemischten Bergwald umgeben waren. Das zeigt sehr deutlich ein Vergleich mit verschiedenen Mooren des Alpenvorlandes, die während der älteren Nachwärmezeit sicher in einer Stufe gemischter Bergwälder von Buchen, Tannen und Fichten lagen (s. Tabelle 11).

4. Die Waldverhältnisse während der Fichtenzeit.

Die Waldentwicklung seit der Besiedlung ist im gesamten Bayerischen Wald ziemlich ähnlich verlaufen; im einzelnen lassen sich aber Unterschiede feststellen.

a) Arbergebiet. Tabelle 12 zeigt die zunehmende Ausbreitung von *Picea* während der Fichtenzeit. Zu Beginn (Xa) waren Buche und Tanne noch reichlich vertreten, der Buchenanteil besonders in den tiefen, aber auch in den mittleren Lagen im Moor größer als der Fichtenanteil. Demgegenüber herrscht in den Mooren der Hochlagen die Fichte bereits vor. Die hohen Buchenwerte der Rohhumusprofile der Hochlagen erklären sich damit, daß in den meisten dieser Profile das Rohhumuswachstum erst im Laufe von Xa begann, daß also ein Teil der Proben

in den humosen Mineralboden fällt, in dem die Buche bei dieser Berechnungsart übervertreten ist (vgl. S. 109). In Xb gehen Buche und Tanne stärker zurück, die Buche vor allem in den Tieflagen, die Tanne besonders in den Hochlagen.

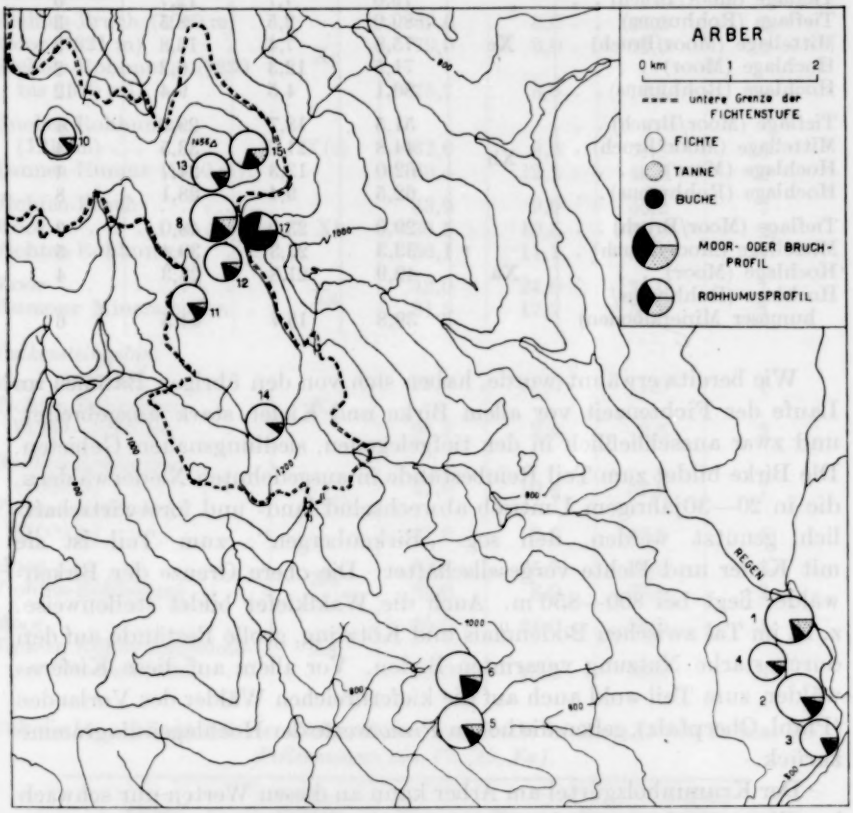

Abb. 10. Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von *Picea*, *Abies* und *Fagus*). Jüngster Abschnitt der Fichtenzeit (Xc).

Während sich in Xa und Xb die einzelnen Höhenstufen noch in ähnlicher Weise unterscheiden wie in der Buchen-Tannen-Fichtenzeit, ist in Xc die heutige Waldstufengliederung völlig verwischt (vgl. Abb. 10); überall herrscht die Fichte vor, und zwar derart, daß sich im Pollenniederschlag die tieferen Lagen kaum von der Fichtenstufe abheben, obwohl ihre Wälder relativ buchen- und tannenreich sind. Die Ursache dafür dürfte in der geringeren Pollenproduktion der Fichte in den Hochlagen zu suchen sein, durch die der aus tieferen Lagen verwehte Buchen- und Tannenpollen in den Hochlagen stärker zur Geltung kommt.

Tabelle 12. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab, Fa).*

Arbergebiet	Abschnitt	*Pc*	*Ab*	*Fa*	Anzahl der Proben
Tieflage (Moor/Bruch) . .		79,6	7,7	12,7	5
Tieflage (Rohhumus) . .		89,0	2,5	8,5	3
Mittellage (Moor/Bruch) .	Xc	75,8	7,4	16,8	3
Hochlage (Moor)		71,5	12,3	16,2	2
Hochlage (Rohhumus) . .		86,1	4,5	9,4	12
Tieflage (Moor/Bruch) . .		51,5	18,7	29,8	4
Mittellage (Moor/Bruch) .	Xb	44,8	21,7	33,5	4
Hochlage (Moor)		62,0	13,3	24,7	4
Hochlage (Rohhumus) . .		62,5	9,4	28,1	8
Tieflage (Moor/Bruch) . .		29,0	23,0	48,0	3
Mittellage (Moor/Bruch) .		33,3	27,3	39,4	5
Hochlage (Moor)	Xa	49,9	21,8	28,3	4
Hochlage (Rohhumus/ humoser Mineralboden)		39,8	15,7	44,5	6

Wie bereits erwähnt wurde, haben sich von den übrigen Bäumen im Laufe der Fichtenzeit vor allem Birke und Kiefer stark ausgebreitet, und zwar ausschließlich in den tiefgelegenen, siedlungsnahen Gebieten. Die Birke bildet zum Teil Reinbestände in ausgedehnten Niederwäldern, die in 20—30jährigem Umtrieb abwechselnd land- und forstwirtschaftlich genutzt werden, den sog. „Birkenbergen", zum Teil ist sie mit Kiefer und Fichte vergesellschaftet. Die obere Grenze der Birkenwälder liegt bei 800—850 m. Auch die Waldkiefer bildet stellenweise, z. B. im Tal zwischen Bodenmais und Kötzting, große Bestände auf den durch starke Nutzung verarmten Böden. Vor allem auf diese Kiefernwälder, zum Teil wohl auch auf die kiefernreichen Wälder des Vorlandes (Pfahl, Oberpfalz), gehen die hohen *Pinus*werte der Hochlagendiagramme zurück.

Der Krummholzgürtel am Arber kann an diesen Werten nur schwach beteiligt sein, da er seit der Besiedlung eher kleiner geworden und ohnehin nur von geringer Ausdehnung ist.

b) Rachel- und Falkensteingebiet. Im Rachel- und Falkensteingebiet ist die Waldentwicklung während der Fichtenzeit in großen Zügen ähnlich verlaufen (vgl. Tabelle 13). Auch hier sind Buche und Tanne zunächst noch relativ stark vertreten; dann werden sie in zunehmendem Maße von der Fichte zurückgedrängt.

Im Vergleich zum Arber ist der Buchenanteil in X verhältnismäßig groß (vgl. Tabelle 14, in der nur die vergleichbaren Rohhumusdiagramme der Fichtenstufe berücksichtigt sind). Das hängt wahrscheinlich zum Teil damit zusammen, daß die Wälder am Rachel in den ersten Jahrhunderten der Fichtenzeit weniger stark genutzt worden sind als die alten Bodenmaiser Waldungen am Arber; zum Teil wird der relative

Tabelle 13. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab, Fa).*

	Abschnitt	*Pc*	*Ab*	*Fa*	Anzahl der Proben
Rachelgebiet					
Fichten-Bruch (1080 m) .		69,0	6,0	25,0	1
Moor (1321 m)	Xc	79,0	9,0	12,0	2
Fichten-Rohhumus (1230 bis 1370 m).		75,7	6,0	18,3	8
Buchen-Rohhumus (1210 m)	X(c)	32,6	9,6	57,8	5
Tannen-Humus (1160 m).		39,4	12,1	48,5	5
Fichten-Bruch		43,9	9,9	46,2	7
Moor	Xb	38,5	10,5	51,0	2
Fichten-Rohhumus . . .		56,1	11,1	32,8	7
Moor	Xa	42,0	24,0	34,0	1
Humoser Mineralboden .		31,5	17,7	50,8	4
Falkensteingebiet					
Moor (1337 m)	Xc	77,0	12,0	11,0	1
Fichten-Rohhumus (1260—1265 m)		94,1	2,4	3,5	3
Buchen-Rohhumus (1000 m)	X(c)	37,0	10,4	52,6	7
Fichten-Rohhumus (1000 m)		47,6	8,6	43,8	5
Moor	Xb	53,3	25,7	21,0	3
Fichten-Rohhumus . . .		69,0	8,0	23,0	3
Moor	Xa	50,0	24,0	26,0	1
Fichten-Rohhumus/humoser Mineralboden . . .		49,0	13,2	34,8	3

Tabelle 14. *Pollenanteile der Fichte, Tanne und Buche in Xa—Xc (in Prozent der Pollensumme von Pc, Ab, Fa).*

Gebiet	Mittlere Seehöhe (m)	*Pc*	*Ab*	*Fa*	Anzahl der Profile
Arber	1278	62,8	9,9	27,3	5
Rachel	1316	54,4	11,6	34,0	4

Buchenreichtum auf eine klimatische Begünstigung des Rachelgebietes zurückzuführen sein: hier liegt die untere Grenze der Fichtenstufe durchschnittlich 50 m höher als am Arber. Die stärkere Nutzung der Arberwälder zeigt sich auch bei einer Gegenüberstellung der Kiefern- und Birkenwerte (Tabelle 15).

Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß an den Kiefernwerten des Rachelgebietes neben den Waldkiefernbeständen des Vorlandes in viel höherem Maße *Pinus mugo* beteiligt ist, die auf den meisten Mooren

Tabelle 15. *Pollenanteile der Kiefer und Birke (in Prozent der AP-Summe) in den Rohhumusdiagrammen der Fichtenstufe.*

		Xa	Xb	Xc	Xa—c	Anzahl der Profile
Pinus . .	Arber	11,1	23,6	24,2	19,6	5
	Rachel	8,1	15,7	24,1	16,0	4
Betula . .	Arber	16,4	19,3	14,5	16,7	5
	Rachel	11,1	14,2	12,7	12,7	4

reichlich vorkommt. Ebenso stammen die Birkenwerte nur zum Teil aus den „Birkenbergen"; teilweise sind sie aus den Talauen eingeweht, wo die Birke zusammen mit der Fichte große Bestände auf entwässertem Torfboden bildet. Dieser Birken-Fichtenwald ist am Arber sehr selten.

IV. Alter und Entwicklung des Rohhumus.

1. Terminologie.

Es lassen sich drei Haupttypen von Humusformen unterscheiden: Mull, Moder und Rohhumus (vgl. KRAUSS, WOBST und GÄRTNER 1934). Von diesen läßt sich der für die untersuchten Fichtenwälder charakteristische Rohhumus in mehrere Schichten gliedern:

1. eine Schicht aus frisch gefallenen Nadeln (Rinde, Zweige, Laub usw.) mit beginnender Humifizierung,
2. eine halbvermoderte, oft faserige oder auch verfilzte Schicht, die die Struktur der Pflanzenteile noch erkennen läßt,
3. eine stark vermoderte, amorphe Schicht, meist unmittelbar über dem Mineralboden.

Während die oberste Schicht allgemein *Streu* oder Förna genannt wird, ist die Benennung der beiden übrigen Schichten nicht einheitlich (vgl. DU RIETZ 1945).

Sie werden hier in teilweiser Anlehnung an HESSELMAN (1926) folgendermaßen bezeichnet: der halbvermoderte Horizont „*Vermoderungsschicht*" (abgekürzt: Mo-Schicht) und der amorphe Horizont „*Humifizierte Schicht*" (Hu-Schicht).

Für die gesamte Humusdecke einschließlich der Streu bzw. der *Sphagnum*-auflage werden die Begriffe „Rohhumus" und „Auflagehumus" gleichsinnig verwendet. Unter dem Auflagehumus liegt der zuoberst humusreiche, darunter immer humusärmere Mineralboden.

2. Fichtenrohhumus des Hochlagenwaldes.

Der Rohhumus des Fichtenhochlagenwaldes zeigt folgenden Aufbau (vgl. auch Abb. 5, 6, 11):

Streu bzw. Sphagnumdecke. Die oberste Schicht des Rohhumus besteht aus einer 3—5 cm mächtigen Nadelstreu (unter Fichtenschirm) oder aus einer lockeren, 3—8 cm dicken *Sphagnum*auflage, die oft von feinen Fichtenwurzeln durchzogen ist.

Großreste: Stellenweise Fichtensamen.

Mo-Schicht. Die folgende Vermoderungsschicht, die unter Nadelstreu erheblich mächtiger [5—7 (bis 9) cm] ausgebildet ist als unter *Sphagnum* [1—3 (4) cm], besteht aus halbzersetzten Resten von Nadeln, Rinde, *Sphagnum* usw. Sie ist

locker (bis fest) filzig und enthält meist ein reiches Pilzgewebe. Hauptwurzelraum der Bäume und Zwergsträucher.

Großreste: Außer Nadeln, Rinde und Holz der Fichte vereinzelt Fichtensamen; selten Innenfrüchte von *Carex* cf. *echinata*.

Hu-Schicht. Es folgt — meist abgesetzt — eine 2—10 cm mächtige, größtenteils aus amorphen Humusstoffen bestehende Schicht, die besonders unter *Sphagnum* stark ausgebildet ist, aber meist auch unter Fichtenschirm angetroffen wurde. Sie ist fest gelagert und vorwiegend von speckig-schmieriger Beschaffenheit. Fichtenwurzeln vereinzelt im oberen Teil; im allgemeinen aber fehlen lebende Wurzeln. Nur *Deschampsia flexuosa* durchwurzelt an lichten Stellen diesen Horizont. Der untere Teil ist meist schwach mineralisch durchsetzt.

Großreste: Rinde und Holz (auch Holzkohle) von *Picea*; stellenweise Steinkerne von *Rubus idaeus*, selten Innenfrüchte von *Carex* cf. *echinata*, reichlich, zum Teil massenhaft Sklerotien von *Cenococcum geophilum*.

Humoser Mineralboden. Es schließt sich der im oberen Teil noch stark humose Mineralboden an. Der Anteil des Humus war in den einzelnen Profilen verschieden hoch, doch fehlte er nirgends. Ein völlig humusfreier Auswaschungshorizont wurde nicht angetroffen; in den pollenanalytisch untersuchten Profilen war eine Podsolierung entweder nur schwach angedeutet oder überhaupt nicht zu beobachten.

Großreste: Spärlich (in zwei Profilen) Holzkohle und (Wurzel-) Rinde von *Picea*; selten Steinkerne von *Rubus idaeus*, einmal Astblätter von *Sphagnum* (Sekt. *Acutifolia*); *Cenococcum geophilum* in den meisten Profilen, aber spärlicher als in der vorigen Schicht.

Aus den Pollendiagrammen geht hervor, daß der Anfang der Rohhumusbildung in der Fichtenstufe bis in den ältesten Abschnitt der Fichtenzeit (Xa) zurückreicht[1]. Die dem Abschnitt Xa zugezählten Pollenspektren liegen teils noch im humosen Mineralboden, teils schon in der humifizierten Schicht des Auflagehumus. Soweit sie in diesem liegen, herrscht die Fichte vor, zugleich erfolgt der Beginn oder der Anstieg der Getreidekurve, die zur Altersbestimmung dient. Da die Fichtenzeit etwa mit dem 14. Jahrh. begann, und da die Grenze zwischen Xa und Xb in den Anfang des 16. Jahrh. fällt, ist der gesamte Auflagehumus mindestens 400 und höchstens 650 Jahre alt. Sein durchschnittliches Alter dürfen wir wohl mit rund 500 Jahren angeben, da in den meisten Profilen das Rohhumuswachstum erst im Laufe von Xa, aber bereits vor Beginn von Xb einsetzte.

Abb. 11 gibt eine Übersicht über das Alter der einzelnen Schichten. Danach umfaßt in den meisten Profilen die Hu-Schicht den jüngeren Teil von Xa und den ganzen Abschnitt bzw. den älteren Teil von Xb. Die Mo-Schicht gehört zum Teil dem Abschnitt Xb an, zum Teil reicht sie noch in Xc hinein. Die Streu bzw. die *Sphagnum*auflage gehört ausschließlich dem Abschnitt Xc an.

Die Hu-Schicht umfaßt also einen Zeitraum von 250—350 Jahren, und zwar unabhängig von ihrer Mächtigkeit. Das Alter der beiden

[1] Zu der Frage, ob etwa älterer Rohhumus zersetzt und in den Mineralboden eingewaschen worden ist, vergl. das S. 119 Gesagte.

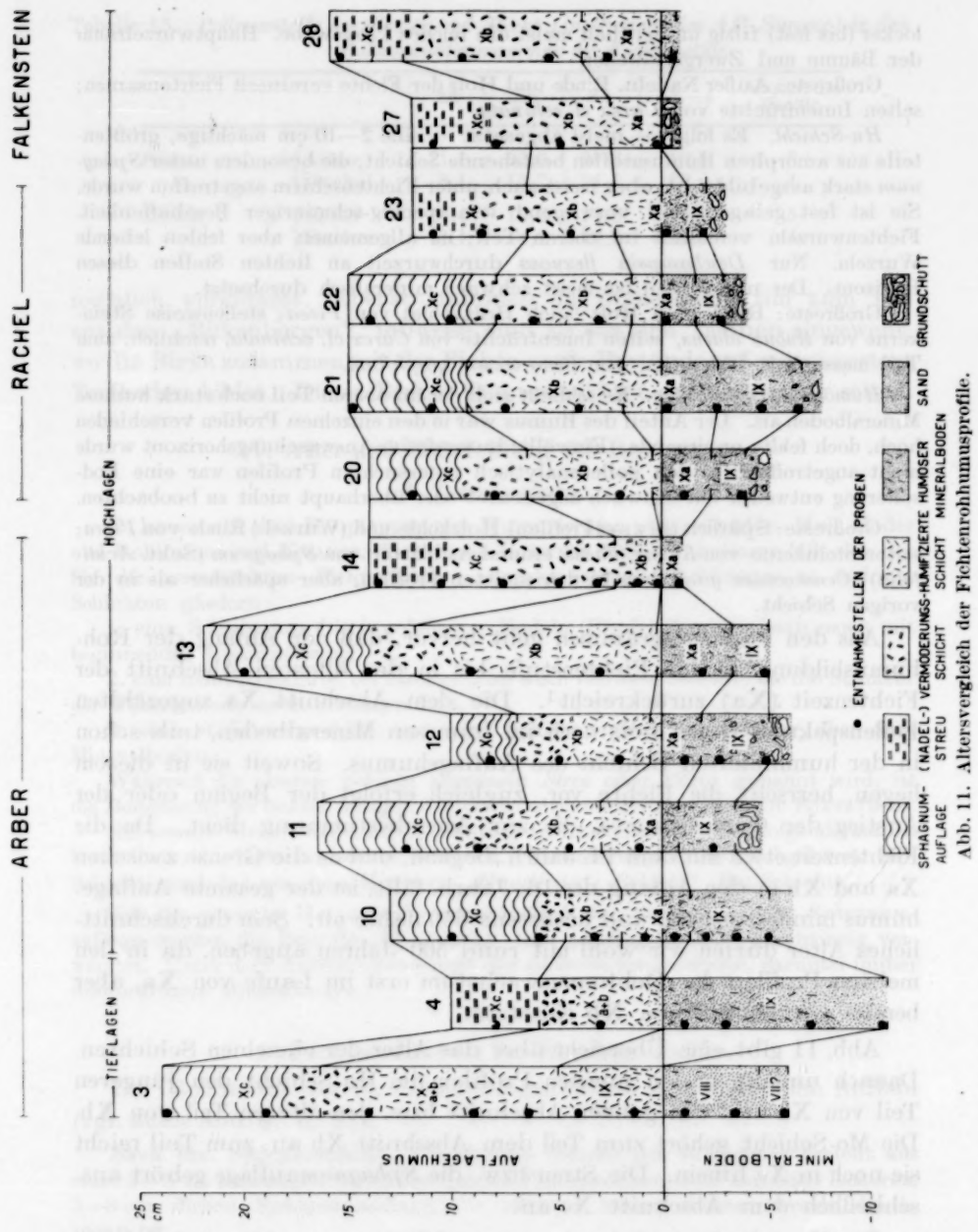

Abb. 11. Altersvergleich der Fichtenrohhumusprofile.

jüngeren Schichten ist erheblich geringer, läßt sich im einzelnen aber nur schwer abschätzen.

Bei einem Altersvergleich der einzelnen Schichten und ihrem Zersetzungsgrad ist zu bedenken, daß wir keine Ursache haben, die Horizontierung im Auflagehumus

als Ausdruck eines Klimawandels oder einer Vegetationsveränderung anzusehen (anders im Moor!); in den einzelnen Schichten ist offenbar nur das gegenwärtige Zersetzungsstadium ausgeprägt, das sich im Laufe der Zeit wieder ändert. Die jetzige Streu wird sich weiter zu einer Mo-Schicht zersetzen, die jetzige Mo-Schicht weiter zu einer Hu-Schicht. Ebenso ist die Hu-Schicht nicht in der einheitlichen Form, in der sie sich heute darstellt, gebildet worden; auch sie bestand aus Pflanzenresten, die sich erst im Laufe der Zeit zersetzt haben, und zwar ging die Zersetzung zumindest im oberen Teil der jetzigen Hu-Schicht auch dann noch weiter, als darüber wieder neue Reste abgelagert wurden.

Wie stark die Hu-Schicht zersetzt ist, geht auch daraus hervor, daß in ihr zwar Holz[1], Holzkohle und Rinde von *Picea*, aber keine Nadeln und nur im obersten Teil einige wenige Spaltöffnungen gefunden wurden. Hier müssen sich also, da die Hu-Schicht zweifellos unter einem Fichtenwald gebildet wurde, die Schließzellen mit der Zeit zersetzt haben[2]. Auch *Sphagnumreste* fehlen hier, obwohl die meisten Profile eine *Sphagnum*decke tragen. Daß die *Sphagnen* die Ausbildung einer relativ mächtigen, speckig-schmierigen Hu-Schicht fördern, sieht man bei einem Vergleich mit dem Rohhumus ohne *Sphagnum*decke, etwa unter Fichtenschirm. Hier tritt eine viel mächtigere Mo-Schicht auf, deren faserige, verfilzte Struktur bis in die oft schwach entwickelte, nicht so stark schmierende Hu-Schicht erkennbar ist.

Stark verändert wird die gesamte Struktur des Auflagehumus durch Freistellung, etwa durch Windwürfe oder Kahlschlag. Die *Sphagnum*decke geht weitgehend zurück und beschränkt sich auf die Kleinmulden. An ihrer Stelle breiten sich Gräser aus (*Calamagrostis villosa, Agrostis tenuis, Deschampsia flexuosa*; eine Schlagflora mit *Epilobium angustifolium, Senecio silvaticus* u. a. fehlt in den Hochlagen), unter denen vor allem *Deschampsia* eine wichtige Rolle bei der Veränderung des Rohhumus zukommt. Sie durchwurzelt nicht nur den gesamten Auflagehumus, sondern auch einen erheblichen Teil des Mineralbodens; stellenweise wurden ihre Wurzeln im Grundschutt gefunden. Der Rohhumus schrumpft zusammen und verliert weitgehend seine scharfe Horizontierung; die Hu-Schicht wird etwas lockerer und moderartig. Inwieweit der Humus dabei abgebaut wird, kann nicht beurteilt werden; man kann aber in Anlehnung an die Untersuchungen von Süchting und Christmann (1935; Abbau von Auflagehumus im Oberharz) annehmen, daß nur ein sehr geringer Teil des Humus abgebaut wird; hingegen wandern erhebliche Humusmengen in den Mineralboden. Waldbaulich ist also bei einer Freistellung vor allem die physikalische Veränderung des Auflagehumus (Lockerung und starke Schrumpfung) von Bedeutung.

3. Fichtenrohhumus des Auwaldes.

Rohhumus des Fichtenauwaldes wurde leider nur an zwei Stellen untersucht. Von diesen ist der Auflagehumus in Prof. 4 etwa so alt wie

[1] Ast- und Wurzelholz wurde nicht unterschieden.

[2] Aus dem Fehlen von Spaltöffnungen in der Hu-Schicht kann man daher keine Schlüsse auf das Fehlen der Arten ziehen (vgl. auch die Vorkommen von *Pinus*-Spaltöffnungen in Prof. 16); die diesbezüglichen Angaben bei Firbas und Losert (a.a.O., S. 494) sind also zu berichtigen.

der des Hochlagenwaldes, der Auflagehumus in Prof. 3 aber erheblich älter. Hier setzt das Rohhumuswachstum bereits mit dem Beginn der Buchen-Tannen-Fichtenzeit ein (vgl. auch Abb. 4).

Die untersten 5 cm des fast mineralfreien Auflagehumus umfassen also einen Zeitabschnitt von etwa 2000—2500 Jahren, die folgenden 19 cm, von denen noch 9 cm zur Hu-Schicht gehören, nur einen Zeitraum von 500—600 Jahren. Stratigraphisch lassen sich innerhalb der gesamten Hu-Schicht Unterschiede feststellen. Die während der Bu-Ta-Fi-Zeit gebildete Hu-Schicht ist braunschwarz, fast völlig zersetzt und enthält wenige *Sphagnum*reste. Die während der Fichtenzeit gebildete Hu-Schicht ist heller, nicht so stark zersetzt und enthält reichlich *Sphagnum palustre*. Bemerkenswert ist, daß in der ganzen Hu-Schicht Fichtennadeln gefunden wurden, in IX wenige Bruchstücke, in X reichlich ganze Nadeln. Diese Hu-Schicht unterscheidet sich also von der entsprechenden Schicht der Hochlagenprofile durch ihre geringere Zersetzung. In dieser Beziehung steht sie zwischen der Hu-Schicht der Hochlagen und einem Fichtenbruchtorf (Prof. 2 und 6).

4. Rohhumus zwischen Pinus mugo am Arbergipfel.

Ebenfalls sehr früh, wahrscheinlich mit dem Anfang der Bu-Ta-Fi-Zeit vor etwa 2500—3000 Jahren, begann die Rohhumusbildung im Profil 16 in 1370 m Höhe am Gipfel des Gr. Arber (vgl. auch Abb. 7).

Hier zeigt der Rohhumus einen ganz anderen Aufbau als im Fichtenwald. Er ist hell- bis dunkelbraun, kaum horizontiert, bis auf die Streu und eine Übergangszone fast völlig zersetzt, aber trotzdem relativ locker; die untersten 8 cm sind grus- und steinhaltig, während das ganze übrige Profil schwach, aber gleichmäßig mineralisch durchsetzt ist. Dieser Rohhumus hat sich in einer breiten Felsspalte gebildet; in jüngerer Zeit waren ähnlich wie heute wohl Gräser *(Calamagrostis villosa)* und Farne beteiligt, vorher zum Teil Farne, anfangs auch *Sphagnen*. Latsche und Zwergsträucher spielten keine Rolle (keine Holzreste). Ein nahe gelegener Heidehumus (Prof. 15) unter *Vaccinium vitis-idaea* und *Pinus mugo* ist erheblich jünger. Hier fehlt der Abschnitt IX; bereits in der untersten mineralischen Probe unmittelbar auf dem Fels findet sich Getreide. Das Humuswachstum beginnt im Verlauf von Xa. Das ganze Profil ist stark von *Ericaceen* und *Pinus* durchwurzelt; daher ist der Rohhumus relativ locker und wenig gegliedert.

5. Buchenrohhumus und Fichtenrohhumus im Mischwald.

Eine Bildung der jüngsten Zeit ist der Auflagehumus unter Buche in den Profilen 17 (Abb. 8), 24 und 29. Das geht deutlich aus den Diagrammen hervor: der Kurvenverlauf ist vom humosen Mineralboden bis zur Oberfläche so ähnlich, daß bei Beginn des Rohhumuswachstums die Waldzusammensetzung der heutigen entsprochen haben muß. Die Annahme, die gleichmäßige Pollenverteilung sei durch eine Vermischung (durch Wurzeln oder Tiere) der pollenführenden Schichten verursacht, läßt sich nicht aufrechterhalten; es müßte sich dann die oberste, der Streu entnommene Probe scharf von den übrigen Proben unterscheiden.

Im Vergleich zu dem viel älteren Auflagehumus innerhalb der Fichtenwälder ist der Buchenrohhumus ziemlich mächtig; das wird verständlich, wenn man die Strukturunterschiede berücksichtigt. Im Buchenrohhumus folgt auf die lockere Streu eine ebenfalls lockere, meist etwas verfilzte Vermoderungsschicht, die stark

durchwurzelt und oft mineralhaltig ist und ohne scharfe Grenze in den Mineralboden übergeht; eine amorphe Hu-Schicht fehlt. In Prof. 29 (Höllbachgespreng) zeigt sich die schwache Zersetzung weiter darin, daß Spaltöffnungen bis zum Grunde des Profils vorkommen.

Sehr ähnlich aufgebaut und ebensojung ist der Fichtenrohhumus im Mischwald (Prof. 30). Die Pollenspektren sind vom humosen Mineralboden bis zur Oberfläche sehr ähnlich; im Rohhumus fehlt die für den Auflagehumus der Fichtenwälder charakteristische Horizontierung. Die weitgehende Übereinstimmung mit dem nahe gelegenen Buchenrohhumus (Prof. 29), die durch den ähnlichen Pollengehalt (vgl. Tabelle 16), die gleichen Großreste (Buche, Fichte und Tanne) und denselben Humusaufbau belegt ist, läßt erkennen, daß hier unter Fichte und Buche die gleichen Zersetzungsbedingungen herrschen.

Tabelle 16. *Pollenmittelwerte der Diagramme 17, 29 und 30.*

Profil	*Pi*	*Pc*	*Ab*	*Fa*	*Ca*	EMW	*Be*	*Al*	*Co*	*Ac*	Getreide	NAP	*Fil*
17	11,0	17,4	1,8	62,9	0,25	0,55	4,2	1,9	0,8	0,06	2,0	9,5	28,1
29	20,4	23,1	6,6	32,8	0,66	1,64	7,8	7,0	4,4	1,2	2,9	16,0	74,0
30	17,1	33,0	6,0	30,6	0,1	0,8	8,3	4,0	2,2	0,5	2,6	9,1	26,0

6. Zur Frage des Alters der Fichtenstufe auf Grund des Rohhumuswachstums.

In allen untersuchten Rohhumusprofilen der Fichtenstufe setzt die Bildung des Auflagehumus im Verlauf des ältesten Abschnitts der Fichtenzeit ein. Demgegenüber findet sich im Fichtenauwald und am Arbergipfel ein Rohhumus, der auch schon in der Bu-Ta-Fi-Zeit gebildet wurde.

Setzt man voraus, daß in der Bu-Ta-Fi-Zeit eine Fichtenstufe ähnlich der heutigen vorhanden gewesen sei, dann ist schwer erklärbar, warum der unter einem solchen Fichtenwald gebildete Rohhumus in keinem der 9 untersuchten Profile gefunden wurde. Es bliebe nur die Annahme, daß der damals gebildete Auflagehumus vollständig abgebaut und in humosen Mineralboden umgewandelt wurde. Eine solche Umwandlung sollte dann aber auch für die Fichtenzeit nachzuweisen sein, mit anderen Worten, es sollte sich im humosen Mineralboden wenigstens einiger Profile ein Abschnitt finden, der getreidereich ist. Das ist nirgends der Fall. Im humosen Mineralboden aller Diagramme finden sich nur sehr geringe relative Getreidewerte. Auch bei flachgründigen Profilen ist der Abschnitt Xb niemals in den Mineralboden eingewandert. Weiter ist auffällig, daß das Rohhumuswachstum in allen Profilen etwa

gleichzeitig einsetzt, unabhängig von den Bedingungen des Standorts. Wäre in IX Rohhumus gebildet worden, so sollte man in den Kleinmulden unter *Sphagnum* wesentlich älteren Rohhumus erwarten als auf erhöhten Stellen ohne *Sphagnum*, wo die Zersetzung erheblich schneller verlaufen dürfte. Auch das ist nicht der Fall. Es finden sich zwar erhebliche Unterschiede in der Mächtigkeit und Struktur der einzelnen Schichten, das Wachstum setzt aber etwa zur gleichen Zeit, nämlich im Laufe von Xa, ein.

Daraus kann man schließen, daß während der Bu-Ta-Fi-Zeit kein dem heutigen entsprechender Rohhumus gebildet wurde. Dann muß die Vegetation der Hochlagen aber anders zusammengesetzt gewesen sein als heute, der Wald sehr wahrscheinlich nicht nur von Fichten gebildet worden sein; denn nur unter einem Mischwald kann sich in diesen Lagen ein relativ schnell zersetzbarer Humus bilden, wie das geringe Alter der unter Buche bzw. Fichte (im Mischwald) entnommenen Profile 17, 24, 29 und 30 lehrt.

Eindeutig ließe sich das Vorkommen von Buche, Tanne oder Bergahorn durch Funde von Großresten nachweisen. Daher wurden alle Rohhumusprofile, besonders die unteren Schichten, eingehend auf Pflanzenreste untersucht. Dabei zeigte sich, daß die Zersetzung im Mineralboden so stark ist, daß Makrofossilien fast fehlen. An Baumresten wurde gefunden: in zwei Profilen spärlich Holzkohle von *Picea*, in zwei anderen Profilen Fichtenborke (sehr wahrscheinlich von Wurzeln, die später hineingewachsen sind), sonst nichts. Die zahlreichen Farnsporen sprechen für einen erheblichen Farnreichtum der Hochlagenwälder vor und noch zu Beginn der Fichtenzeit.

Zusammenfassend kann man sagen: Aus dem Beginn des Rohhumuswachstums ergeben sich Anhaltspunkte dafür, daß die Fichte erst im Verlauf des ältesten Abschnitts der Fichtenzeit, d. h. erst seit dem 14.—16. Jahrh., die einzige bestandbildende Holzart der Hochlagen geworden ist. Dieses Ergebnis läßt sich aber weder mit Hilfe der Pollenanalyse noch auf Grund der Funde von Großresten bestätigen, wenn ihm auch die pollenanalytischen Befunde nicht widersprechen.

V. Zur Frage einer Klimaveränderung.

Die Tatsache, daß sich das Waldbild gleichzeitig mit der Besiedlung änderte, legt den Gedanken nahe, diese Veränderungen allein auf den Einfluß des Menschen zurückzuführen. FIRBAS und LOSERT (1949) weisen nun darauf hin, daß dabei andere Faktoren, vor allem Klimaänderungen, leicht übersehen werden können.

Für eine Klimaveränderung im Bayerischen Wald zwischen dem 14. und 16. Jahrh. spricht der Beginn des Rohhumuswachstums in der heutigen Fichtenstufe. Es wurde schon betont, daß das Rohhumuswachstum in der heutigen Fichtenstufe im ältesten Abschnitt der Fichten-

zeit begann, und daß man daraus auf ein Vorkommen von Buchen, Bergahornen und Tannen neben der Fichte während IX auch in den Hochlagen schließen kann. Wenn der Waldbestand der Hochlagen nun bereits zu Beginn der Besiedlung stark genutzt worden wäre, dann könnten ausgedehnte Kahlschläge die Ausbreitung der Fichte begünstigt haben. Die Veränderung des Standorts durch Rohhumusbildung und ihre Folgen hätten dann unter Umständen eine Wiederausbreitung von Tanne und Buche nicht mehr zugelassen.

Diese Möglichkeit kann sicher ausgeschaltet werden. Zu Beginn der Besiedlung sind zunächst die Wälder der unteren und mittleren Lagen genutzt worden. Aber auch noch im 18. und am Anfang des 19. Jahrh., als sich im Arbergebiet bereits ein gewisser Holzmangel bemerkbar machte, war die Nutzung in den Hochlagen nur gering. Die aus dieser Zeit vorliegende Beschreibung der Hochlagenwälder zeigt, daß die Fichtenstufe mindestens bis in den Anfang des 17. Jahrh. zurückgeht. (Ältere Bestandsbeschreibungen und Ertragsermittelungen, Act des Kgl. bayer. Forstamtes Zwiesel A 1/30; vgl. auch S. 101). Ein Zusammenhang zwischen der Besiedelung und Waldnutzung einerseits und dem Beginn des Rohhumuswachstums andererseits besteht also nicht.

Dann läßt sich der Beginn des Rohhumuswachstums nur durch die Annahme einer Klimaänderung hinreichend erklären. Wie man sich eine solche Klimaänderung vorzustellen hat, zeigen sehr eingehend Fibras und Losert (a.a.O.) für die Sudeten. Sie nehmen als sicher eine Wärmeabnahme während der Vegetationsperiode an (Herabsetzung des Julimittels um 0,7—1,4° C), möchten aber auch mit einer Zunahme der Winterkälte rechnen.

Leider läßt sich für den Bayerischen Wald kein quantitativer Ausdruck dieser Klimaänderung finden (wie er auch hier durch Vergleich mit Vogesen und Schwarzwald möglich wäre), da aus den höheren Lagen keine langjährigen Temperaturbeobachtungen vorliegen. War mit einer Änderung der Temperaturverhältnisse, die die Fichte begünstigt, auch — was wahrscheinlich ist — eine Zunahme der Mächtigkeit und Dauer der Schneedecke und eine Verkürzung der Vegetationsperiode verbunden, so ließe sich gut verstehen, daß die Bildung der Rohhumusdecke damit ihren Anfang nahm.

Zusammenfassung.

1. Die Fichte hat im Bayerischen Wald folgende natürliche Vorkommen: Innerhalb der Buchen-Tannenstufe (600—1150 m) als Hauptholzart im Fichtenauwald *(Mastigobryeto-Piceetum)*, einer mikroklimatisch und edaphisch bedingten Dauergesellschaft, als Nebenholzart auf bestimmten Standorten des Buchen-Tannenwaldes *(Abieto-Fagetum)* und

Ahorn-Buchenwaldes *(Acereto-Fagetum)*; im Bereich der Fichtenstufe (1150—1400 m) als einzige Hauptholzart im Fichtenhochlagenwald *(Lophozieto-Piceetum)*.

2. Auf Grund von 30 Moor- und Rohhumusprofilen zwischen 590 und 1375 m, von denen der Hauptteil im Arbergebiet liegt, wird die jüngere Waldgeschichte in eine ältere Buchen-Tannen-Fichtenzeit und eine jüngere Fichtenzeit mit 3 Unterabschnitten gegliedert. Ein Vergleich der Siedlungsgeschichte mit dem Auftreten der Siedlungszeiger, vor allem der Getreidepollen, zeigt, daß die Grenze zwischen den beiden Zeitabschnitten ins 13.—14. Jahrh. fällt.

3. Während der Buchen-Tannen-Fichtenzeit waren die mittleren Lagen des Arbergebietes (um 900 m) ausgesprochen fichtenarm; der Schwerpunkt der Fichtenverbreitung lag einmal in den Auen der Tieflagen (um 600 m), zum andern — und hier besonders deutlich — in den Hochlagen (über 1200 m).

Es läßt sich mit Hilfe der Pollenanalyse nicht sicher nachweisen, daß während der Buchen-Tannen-Fichtenzeit buchen(und tannen)reiche Wälder auch im Gebiet der heutigen Fichtenstufe vorkamen, da die obere Grenze der Buchen-Tannenwälder auch damals sicher nicht unter 1100 bis 1200 m zu suchen ist, so daß sich die damaligen relativ hohen Buchen- und Tannenwerte in den Hochlagen mit einer Pollenzufuhr aus tieferen Lagen erklären lassen. Doch wäre vor allem ein reichliches Vorkommen der Buche in den Hochlagen mit den Pollenspektren gut verträglich.

4. Seit Beginn der Fichtenzeit hat sich die Fichte, sicher zu einem sehr großen Teil unter dem Einfluß des Menschen, in zunehmendem Maße ausgebreitet, und zwar derart, daß in jüngster Zeit im Pollenniederschlag der einzelnen Höhenlagen die heutige natürliche Waldstufengliederung nicht zum Ausdruck kommt.

5. Das *Rohhumuswachstum* setzt in allen untersuchten Profilen (9) der Fichtenstufe im Laufe des ältesten Abschnitts der Fichtenzeit (Xa) ein. Der Rohhumus der Fichtenstufe ist also rund 500 Jahre alt. Demgegenüber findet sich in den Tieflagen und in der Krummholzinsel des Arbergipfels stellenweise ein Rohhumus, dessen Bildung mit der Buchen-Tannen-Fichtenzeit beginnt. Dieser Auflagehumus zeigt also, daß auch ältere Rohhumuslagen erhalten bleiben. Aus dem Fehlen von älteren Rohhumusschichten in der Fichtenstufe kann man schließen, daß hier vor Beginn der Rohhumusbildung noch andere Holzarten neben der Fichte reichlich vorkamen, die eine allgemeine Rohhumusbildung nicht in Gang kommen ließen (Buche, Tanne, Bergahorn ?).

6. Ohne die Annahme einer *Klimaveränderung* zu Beginn der Fichtenzeit, also etwa im 14.—15. Jahrh., läßt sich das auf breiter Fläche all-

gemeine Einsetzen des Rohhumuswachstums in der Fichtenstufe nicht hinreichend erklären. Es war wahrscheinlich ursächlich mit der erschlossenen, freilich nicht sicher beweisbaren Änderung der Waldzusammensetzung verknüpft.

Literatur.

Bavaria, Landes- und Volkskunde des Königreichs Bayern, Bd. 2, Abth. 1. München 1863. — Dewers, F.: Studien über die Entstehung des Geschiebedecksandes. Abh. Nat. Ver. Bremen **27** (1928). — Die geologische Bedeutung der Pflanzenwurzeln. Natur u. Museum **1933**, H. 8. — Dirscherl, J. F.: Das ostbayerische Grenzgebirge als Standraum der Glasindustrie. Mitt. geogr. Ges. München **31** (1938). — Drude, O.: Der hercynische Florenbezirk. In Die Vegetation der Erde, Bd. 6. Leipzig 1902. — Du Rietz, G. E.: Om terminologien fös förna och organogen jord samt om circumneutral hedtorv och ängstorv („Alpenhumus") i de svenske fjällen. Geol. Fören. Stockholm Förh. **67** (1945). — Firbas, F.: Über das Alter der Fichtenstufe in den Mittelgebirgen nördlich der Alpen und über den Ausklang der postglazialen Wärmezeit. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1948**. — Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1, Allgemeine Waldgeschichte. Jena 1949. — Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 2, Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. Jena 1952. — Firbas, F. u. F. Broihan: Das Alter der Trockentorfschichten im Hils. Planta (Berl.) **26** (1936). — Firbas, F., u. H. Losert: Untersuchungen über die Entstehung der heutigen Waldstufen in den Sudeten. Planta (Berl.) **36** (1949). — Firbas, F., H. Losert u. F. Broihan: Untersuchungen zur jüngeren Vegetationsgeschichte im Oberharz. Planta (Berl.) **30** (1939). — Geiger, R., M. Woelfle u. L. Ph. Seip: Höhenlage und Spätfrostgefährdung. Forstwiss. Cbl. **55** (1933); **56** (1934). — Gradmann, R.: Süddeutschland, 2 Bde. Stuttgart 1931. — Gümbel, K. W. v.: Geologie von Bayern. Bd. 2, Geologische Beschreibung von Bayern. Cassel 1894. — Hesmer, H.: Alter und Entstehung der Humusauflagen in der Oberförsterei Erdmannshausen (Kr. Sulingen, Hannover, bei Neubruchhausen). Forstarch. **9** (1933). — Hesselman, H.: Studien über die Humusdecke des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau. Medd. Stat. Skogsförs.anst. **22** (1926). — Krauss, G., W. Wobst u. G. Gärtner: Humusauflage und Bodendurchwurzelung im Eibenstocker Granitgebiet. Thar. Forstl. Jb. **85** (1934). — Lemée, G.: La genèse des sols alpins du Massif des Monts Dore. Bull. Soc. bot. France **93** (1946). — Leyerer, J.: Die Entwicklung des Berg- und Hüttenwerkes Bodenmais. Diss. Würzburg 1924. — Machatschek, F.: Landeskunde der Sudeten- und Westkarpathenländer. Stuttgart 1927. — Mayr, M.: Die Siedlungen des bayerischen Anteils am Böhmerwald. Forsch. dtsch. Landes- u. Volkskunde **19** (1912). — Mothes, K., G. Arnoldt u. H. Redmann: Zur Bestandesgeschichte ostpreußischer Wälder. Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg i. Pr. **69** (1937). — Müller, F.: Paläofloristische Untersuchungen dreier Hochmoore des Böhmerwaldes. Lotos (Prag) **75** (1927). — Muggenthaler, H.: Die Besiedlung des Böhmerwaldes. Veröff. Inst. ostbayr. Heimatforsch. **10** (1929). — Pfaffenberg, K., u. W. Hassenkamp: Über die Versumpfungsgefahr des Waldbodens im Syker Flottsandgebiet. Abh. Nat. Ver. Bremen **29** (1934). — Priehäusser, G.: Die Eiszeit im Bayerischen Wald. Abh. geol. Landesunters. bayer. Oberbergamtes **2** (1930). — Über die Entwicklung von Auen, Filzen und anderen Waldvernässungen im Bayerischen Wald. Mitt. Staatsforstverw. Bayerns, München **27** (1952). — Raesfeldt, Frhr. v.: Der Wald in Niederbayern nach seinen natürlichen Standortsverhältnissen. I. Teil: Der Bayerische Wald. 13. Ber. Bot.

Ver. in Landshut. 1894. — REMPE, H.: Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubes durch die Luftströmungen. Planta (Berl.) **27** (1937). — RUOFF, S.: Stratigraphie und Entwicklung einiger Moore des Bayerischen Waldes in Verbindung mit der Waldgeschichte des Gebiets. Forstwiss. Cbl. **54** (1932). — SCAMONI, A.: Waldkundliche Untersuchungen auf grundwassernahen Talsanden. Berlin 1950. — SCHREIBER, H.: Moore des Böhmerwaldes und des deutschen Südböhmen. Sebastiansberg 1924. — SCHÜPFER: Skizzen über forstliche Zustände in Bayern am Ende des 18. Jahrhunderts. Forstwiss. Cbl. **39** (1917). — SELLE, W.: Die Pollenanalyse von Ortstein-Bleichsandschichten. Beih. Bot. Cbl. **60** (1940). — SENDTNER, O.: Die Vegetationsverhältnisse des Bayerischen Waldes. München 1860. — SÜCHTING, H., u. CHRISTMANN: Über den Abbau von Auflagehumus. III. Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **6** (1935). — TRAUTMANN, W.: Pflanzensoziologische Untersuchungen der Fichtenwälder des Bayerischen Waldes. Forstwiss. Cbl. **71** (1952). — VOLK, O. H., u. G. PRIEHÄUSSER: Exkursion der Arbeitsgemeinschaft für forstl. Vegetationskunde in den Bayerischen Wald. Manuskript. 1938.

Dr. W. TRAUTMANN, Göttingen, Untere Karspüle 2a.

Planta, Bd. 40, S. 125—144 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ENTWICKLUNGSSTUDIEN AN BLÜTEN VON CRUCIFEREN UND PAPAVERACEEN*.

Von

IRMGARD ALEXANDER.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 5. Mai 1952.)

Einleitung.

Um die Cruciferenblüte richtig zu verstehen, müßte man sie von einem verwandten Familientyp ableiten können. Da zeigt sich in manchen Merkmalen eine immer wieder überraschende Ähnlichkeit mit der Blüte der Fumarioideen, auf die bereits MURBECK (1912) hingewiesen hat. Er sieht darin nähere verwandtschaftliche Beziehungen und setzt die beiden äußeren Kreise der Kelchblätter der Cruciferen dem median stehenden Kelchblattkreis und dem lateralen Blumenblattkreis der Fumarioideen gleich. In beiden Fällen zeigen die Blätter des zweiten Perianthkreises, der also lateral steht, die typischen Aussackungen am Grunde. Der dann folgende Blumenblattkreis der Cruciferen ist tetramer, und seine Glieder stehen diagonal. Sie sind entweder unvergleichbar, oder sie müßten von den beiden median stehenden Anlagen der Blumenblätter der Fumarioideen abstammen und durch Spaltung entstanden sein. Die nun folgenden Kreise des Andröceums bestehen aus zwei Quirlen, von denen der äußere bei den Cruciferen und Fumarioideen zwei Glieder besitzt, während der innere in beiden Fällen tetramer und durch Spaltung einfacher Anlagen erklärbar ist. Das Gynäceum setzt sich dann bei den Fumarioideen sowohl wie bei den Cruciferen aus zwei transversal stehenden Karpiden zusammen, deren Plazenten durch eine sekundäre Scheidewand verbunden sind. MURBECK kommt dabei zu dem Schluß, daß man, wenn man die Verdoppelung außer acht läßt, einen Grundplan der Cruciferenblüte erhält, der mit demjenigen der Papaveraceen vollkommen übereinstimmt. Diese Ansicht von MURBECK hat aber nur wenig Anklang gefunden, vielleicht auch aus dem Grunde, weil er hauptsächlich auf das Andröceum Wert legt und dabei die dem Grundschema vollkommen entsprechende Gattung *Hypecoum* nur in *diesem* Zyklus zu den Cruciferen und Fumarioideen in Beziehung setzt.

1935 hat sich dann EGGERS (1935) mit dieser Frage beschäftigt. Bei der Untersuchung der Blüten der Cruciferen kommt er jedoch zu dem

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Schluß, daß ihre Kelchblätter in anderer Reihenfolge entstünden, als EICHLER und MURBECK annehmen. Es sollen nach seiner Auffassung bei den Cruciferen zuerst die lateralen Kelchblätter entstehen und dann erst die medianen, die nach dem EICHLERschen Diagramm (EICHLER 1865, 1875) den äußeren Kreis darstellen. Indem er nun die ausgesackten Kelchblätter der Cruciferen mit den ebenfalls ausgesackten der Fumarioideen homologisiert, muß er seine „inneren" Kelchblätter dem inneren Perianthkreis (=Bestäubungsapparat) der Fumarioideen gleichsetzen. Im Andröceum und Gynäceum vertritt er die gleiche Ansicht bezüglich der phylogenetischen Ableitung wie MURBECK.

Das ganze Problem der Homologisierung spitzt sich also auf zwei gegensätzliche Auffassungen zu, und eine Entscheidung kann nur durch die Einzelentwicklung der Cruciferenblüte gefällt werden. Im besonderen muß geprüft werden, ob die tiefer stehenden Kelchblätter bei den Cruciferen, d. h. der transversale äußere Kreis des Perianths, wirklich diejenigen sind, die zuerst angelegt werden, und ob irgendein Anhaltspunkt für die Homologisierung des Petalenkreises der Cruciferen mit den inneren Blütenphyllomen der Fumarioideen gegeben ist.

1. Die Entwicklung der Kelchblätter.

Da die Tragblätter und Vorblätter in der Blüte der Cruciferen fehlen, treten als erste Glieder die Sepala auf. Es sind zwei Kreise; einer steht median und deckt in jedem Falle die beiden anderen Kelchblätter, die transversal stehen, allerdings stets tiefer inseriert sind als die medianen. Letztere sind an ihrem Grunde mehr oder weniger stark ausgesackt, und meist ragt eine Honigdrüse in diesen Sack hinein. Besonders stark ist die Aussackung ausgeprägt bei *Aubrieta deltoidea*, *Lunaria rediviva* und *Biscutella*-Arten.

Da nun die Insertionshöhe nicht der Deckung entspricht, ist es schon lange eine Streitfrage, welches Kelchblattpaar zuerst entsteht. Die Ansicht, daß die medianen Sepala oder eines von ihnen zuerst angelegt werden, wurde z. B. von STEINHEIL (1839), EICHLER, PAYER (1857), SCHUMANN (1890) vertreten. [Eine historische Zusammenstellung der Arbeiten findet sich bei EICHLER, CEJP (1925) und EGGERS]. Alle Forscher, die diese Auffassung vertraten, sind auf Grund von Beobachtung der vollständigen Blütenanlagen unter dem Mikroskop zu diesem Ergebnis gekommen. Diejenigen aber, die auf Grund von Mikrotomschnitten, also durch die Insertionshöhe und den Leitbündelverlauf, diese Frage entscheiden wollten, wie z. B. KLEIN (1894), ARBER (1931), EGGERS, meinten, daß die transversalen Kelchblätter zuerst entständen. Ich will hier nur kurz die Begründung anführen, die EGGERS gibt, um seine Auffassung, daß die lateralen Kelchblätter den äußeren Kreis darstellen, zu stützen: dieser Kelchblattkreis ist stets tiefer inseriert und

wird nach seinen Beobachtungen an Schnitten durch junge Infloreszenzen auch stets früher angelegt. Durch die Druckverhältnisse, bedingt durch das enge Neben- und Übereinander der jungen Knospen in den oft sehr reichblütigen Trauben, sollen die lateralen Kelchblätter dann im Wachstum gehemmt und von den medianen überflügelt werden. Er glaubt seine Ansicht dadurch bestätigt zu sehen, daß in durchwachsenen Formen bei den Folgeblüten die lateralen Kelchblätter die medianen decken. Ferner auch dadurch, daß bei den Blüten von *Arabis procurrens*, die in lockeren Trauben stehen, ebenfalls diese umgekehrte Kelchblattdeckung *zuweilen* zu finden ist. Da die Annahme nun, daß die lateralen Kelchblätter zuerst entstehen, im Widerspruch steht zu der Deckung der Kelchblätter, nimmt er an, daß die Kelchblattdeckung „metatopisch" sei, d. h. erst sekundär durch rascheres Wachstum der medianen Kelchglieder erfolge.

Um nun eine Entscheidung treffen zu können, habe ich eine ganze Reihe von jungen Blütenständen der verschiedensten Arten mit dem (binokularen) Präpariermikroskop *und* an Mikrotomschnitten untersucht. Die Schnitte wurden 7 μ dick geschnitten und mit Gentianaviolett oder Hämatoxylin gefärbt. Auf diese Weise konnte ich feststellen, daß in jedem Falle die *medianen Kelchblätter zuerst angelegt werden*, und zwar als runde, schwach sichtbare Aufwölbungen, und daß die genannte Deckung vom Augenblick der Berührung der Primordien an besteht.

Die ganz jungen Blütenanlagen stehen zunächst vom Vegetationspunkt gerade weg und neigen sich dann im Laufe der Weiterentwicklung stark nach innen zum Vegetationspunkt hin. Dadurch wird die klare Deutung des Bildes an Querschnitten mit dem Mikrotom erschwert, und nur in wenigen Fällen ist es mir tatsächlich gelungen, auch die allerjüngsten Anlagen der medianen Kelchblätter an einem *Querschnitt* wirklich zu sehen. Sehr gut läßt sich dagegen die Entwicklung der einzelnen Blütenknospe an Längsschnitten verfolgen, nur kann man hier erst in dem Augenblick zu Deutungen schreiten, in dem man genau weiß, welches Kelchblattpaar zuerst entsteht; denn es ist nicht möglich, eine ganz junge Knospe so zu schneiden, daß man die mediane und die laterale Ebene gleichzeitig beobachten kann. Viel leichter dagegen ist die Beobachtung des Materials mit dem Präpariermikroskop. Auf diese Weise habe ich an unzähligen Blütenknospen der verschiedensten Arten die ersten Stadien, die Anlagefolge und die Weiterentwicklung beobachten können, die ich dann an Hand von Längs- und Querschnitten bestätigt fand.

Zunächst bildet sich an der Achse des Blütenstandes eine flache Aufwölbung (Abb. 1 A). Mit zunehmendem Alter nimmt diese dann eine etwa zylinderförmige Gestalt an. In diesem Stadium bereits, in dem also der Stiel noch kaum in Erscheinung tritt, bildet sich zuerst das

vordere mediane Kelchblatt als schwach sichtbare Herauswölbung (Abb. 1 B) und fast zur gleichen Zeit auch das hintere mediane Kelchblatt (Abb. 1 D und H). Beide Kelchblätter erscheinen aber nur als

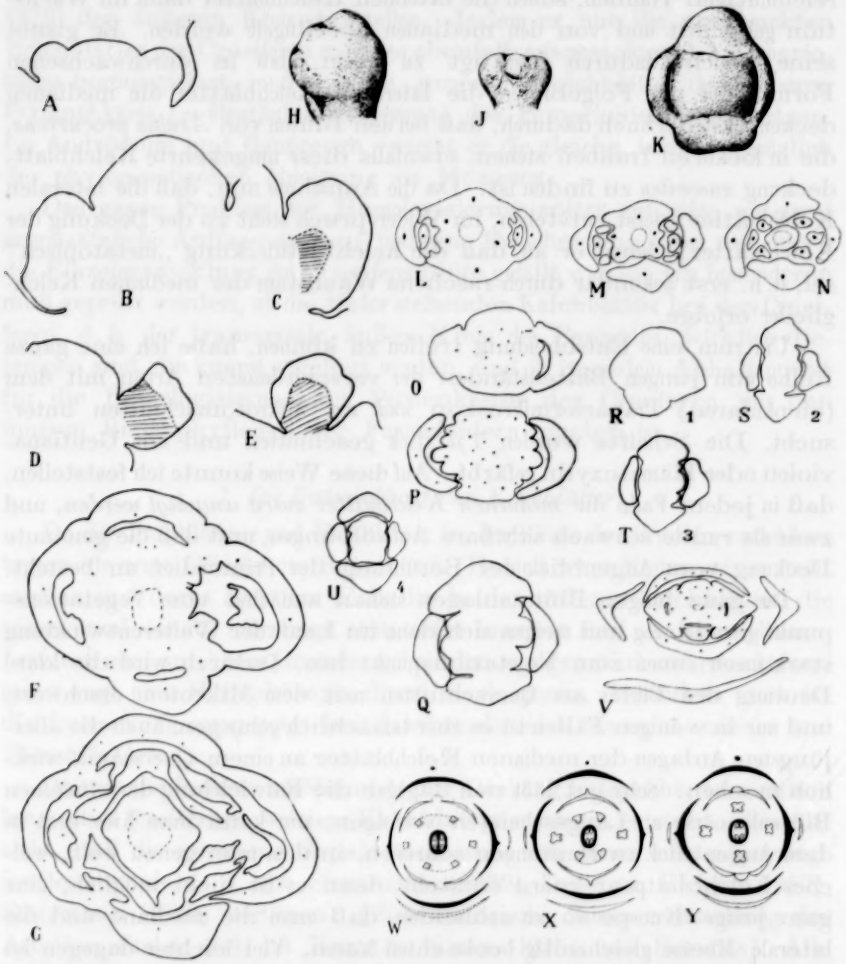

Abb. 1 A—Y. A: Längsschnitt durch die Spitze eines jungen Blütenstandes von *Arabis procurrens*. Die beiden Blütenanlagen rechts und links zeigen noch keine Primordien der Kelchblätter. Vergr. 50fach. B: Längsschnitt durch die Spitze eines jungen Blütenstandes von *Cheiranthus cheiri*. Die linke Knospe zeigt unten links bereits die Anlage für das vordere mediane Kelchblatt. Vergr. 50fach. C: Junge Blütenknospe von *Cheiranthus cheiri*, in der Medianebene längs geschnitten. Die beiden medianen Kelchblattprimordien sind oben und unten bereits zu erkennen. Schraffiert die Zone des Zellstreckungswachstums. Vergr. 50fach. D: Junge Blütenknospe von *Arabis procurrens*, in der Medianebene längs geschnitten. Die Primordien der beiden medianen Kelchblätter (oben und unten) sind bereits ausgegliedert. Schraffur wie bei Fig. C. Vergr. 50fach. E: Schnitt in der Quersymmetrale der jungen Knospe von *Arabis procurrens*. Die Primordien der lateralen Kelchblätter sind (rechts und links) bereits zu erkennen. Vergr. 50fach. Schraffur wie bei Fig. C. F, G: Querschnittsfolge durch eine gefüllte Blüte von *Cardamine pratensis*. Vergr. 20fach. H: Junge Blütenknospe von *Arabis procurrens* von der Seite, räumlich

Hervorwölbungen. Im Gegensatz dazu sind die etwas später angelegten lateralen Kelchblätter abstehende, muschelförmige Wülste (Abb. 1 I, E, K). In diesem Stadium sind alle Zellen der jungen Blütenknospe plasmareich und zeigen verschiedentlich Zellteilungen. Nun beginnt ein Streckungswachstum im unteren Teil der jungen Knospe (Abb. 1 C), und der Blütenstiel tritt allmählich in Erscheinung. Diese Zone der Zellstreckung erfaßt in ihrem weiteren Verlauf schließlich die ganze Medianebene der jungen Blütenknospe (Abb. 1 D). Da die Primordien der medianen Kelchblätter zu dieser Zeit noch fest mit dem Blütenboden verbunden sind, werden sie mit empor geschoben. Diese Hebung schließt aber *nur* die Medianebene in sich, nicht die Transversalebene, deren Randpartien nach wie vor plasmareiche Zellen aufweisen. Hat die junge Blütenknospe etwa das Stadium erreicht, das in Abb. 1, D dargestellt ist, dann sind die lateralen Kelchblätter noch nicht zu sehen, sie treten aber ganz kurz danach in Erscheinung, wie man bei einem Vergleich mit Abb. 1 E feststellen kann, die einen Längsschnitt durch die Quersymmetrale der etwas älteren Blüte zeigt. Bei einem Vergleich der Größenverhältnisse der beiden dargestellten Knospen muß man noch berücksichtigen, daß es sich bei der Abb. E um eine durch die Mittelebene der seitlichen Kelchblätter geschnittene Knospe handelt, sie erscheint also in ihrem Größenausmaß etwas verkürzt; denn wie vorher schon erwähnt, neigen sich die Knospen über den Vegetationspunkt des Blütenstandes.

Einzuwenden gegen diesen Vergleich wäre etwa noch, daß schließlich zwei verschiedene Knospen auch nicht vollkommen gleich entwickelt zu sein brauchen, wenn sie gleich groß sind. Deshalb möchte ich hier nochmals betonen, daß ich die Auswertung dieser Mikrotomschnitte nur als Bestätigung und, soweit es sich um Zellwachstum handelt, als Ergänzung zu den Beobachtungen mit dem Präpariermikroskop betrachte.

Auf der Abb. 1, E sieht man die ersten Andeutungen der Primordien für die lateralen Kelchblätter. Im Inneren dieser Knospe ist dann

präpariert. Man sieht die Primordien der medianen Kelchblätter (oben und unten), aber noch nicht die der lateralen. Vergr. 40fach. I: Junge Blütenknospe von *Cheiranthus cheiri* von der Seite, räumlich präpariert. Die medianen Kelchblätter noch mit dem inzwischen gehobenen Torus verbunden, das eine laterale vorn sichtbar, Vergr. 50fach. K: Knospe von *Raphanus sativus*, von oben gesehen. Die medianen Kelchblattanlagen decken kappenförmig, die lateralen stehen muschelförmig ab. Vergr. 40fach. L—N: Querschnittsfolge durch eine junge Blütenknospe von *Arabis procurrens*. Der letzte Schnitt läßt erkennen, daß eines der lateralen Kelchblätter an einer Seite das mediane deckt. Vergr. 30fach. O, P: Querschnittsfolge durch eine junge Knospe von *Arabis hirsuta*. Vergr. 15fach. Q: Querschnitt durch eine junge Knospe von *Nasturtium austriacum*. Die medianen Kelchblätter noch fest mit dem Blütenboden verbunden, während die ersten Anlagen der Kronblätter und der seitlichen Staubblätter schon erkennbar sind. Vergr. 30fach. R—U: Querschnittsfolge durch eine junge Knospe von *Nasturtium lippizense*. Neben den Kelchblättern sind die ersten Anlagen der Kronblätter und der seitlichen Staubblätter erkennbar. Vergr. 15fach. V: Querschnitt durch eine junge Knospe von *Dicentra oregona*. Vergr. 15fach. W: Neues Cruciferen-Diagramm (theoretisch). X: Fumarioideen-Diagramm. Y: Hypecooideen-Diagramm.

bereits die Zone des Streckungswachstums zu sehen, die aber nur die Medianebene einschließt und die Hebung in der Mediane bedingt hat. Es handelt sich bei dieser Zeichnung um die Darstellung eines Längsschnittes durch die Mittelebene der seitlichen Kelchblätter, und man sieht sehr deutlich in der Mitte der Knospe eine kegelförmig vorspringende Zone von Zellstreckungswachstum, die höher nach oben reicht als die Primordien der seitlichen Kelchblätter. Alle übrigen Zellen sind plasmareich und zeigen gewöhnliche Zellteilungen in allen Richtungen. Die Anlagen dieser transversalen Kelchglieder sind nicht mit einbezogen in diese Hebung, die ja durch die Zellstreckung in der gesamten Medianebene bedingt ist. Bei einem Vergleich mit Abb. 1 D, die einen medianen Längsschnitt zeigt, ist zu erkennen, daß die Zone des Streckungswachstums durchgehend in einer Linie verläuft, also in der gesamten Medianebene und nicht nur kegelförmig im Inneren wie bei dem Schnitt durch die Quersymmetrale der jungen Knospe.

Tabelle 1.

Längsschnitte	Zell-Längen (Durchschnitt) in μ	
	Innenzone	Randzone
1. Durch die Quersymmetrale.		
Cheiranthus Cheiri	7,6	4,8
Arabis procurrens Abb. 1 E . .	4,4	4
Arabis procurrens (älteres Stadium)	5,5	3,8
Brassica oleracea	9,3	5,7
Nasturtium lippizense	6,1	3,5
Arabis albida	5,5	3,7
2. Durch die Medianebene.		
Arabis procurrens	5,5	5,75
Berteroa incana	5,0	4,65
Iberis saxatilis	7,0	5,3
Arabis procurrens Abb. 1 D . .	6,5	6,0

Es ist also damit bewiesen, daß die Hebung durch Streckungswachstum erfolgt und nur den medianen Teil der Knospe erfaßt; die lateral liegenden Abschnitte werden von der Hebung nicht miterfaßt, und die dort angelegten Kelchblätter erscheinen tiefer unten an der Blütenachse. Auch an Schnitten durch ältere Knospen, die durch die Mittelebene der seitlichen Kelchglieder verlaufen, ist in der Mediane eine kegelförmig vorspringende Zellstreckungszone zu beobachten, die stets nur im Inneren über die Ansatzstelle der lateralen Kelchblätter hinausgeht, während an Schnitten in der Medianebene diese Zone stets gleichmäßig in einer Linie bis zum Rand hin verläuft (vgl. Tabelle 1).

Es ist nun noch darauf hinzuweisen, daß auch bei stark zygomorphen Blüten, wie bei *Iberis*-Arten, deren Kronteller dorsiventral gestreckt ist und bei denen das vordere mediane Kelchblatt fast die gesamte Knospe bis kurz vor dem Aufbrechen bedeckt, zunächst keine Förderung in der Entwicklung des Primordiums des vorderen Kelchblattes zu beobachten ist, wie SCHUMANN glaubte, sondern erst in einem späteren Zeitraum, nachdem alle Blütenphyllome angelegt sind.

Auch an *Querschnitten* durch ganz junge Blütenanlagen fand ich diese Befunde der Anlagefolge bestätigt. Bei Schnitten durch Blüten von *Cheiranthus cheiri* und *Brassica oleracea* konnte ich eindeutig sehen, daß noch keine lateralen Kelchblattprimordien vorhanden waren, während ganz oben an der Knospe bereits eine Heraushebung der beiden medianen Kelchglieder zu sehen war (Abb. 2 a und b). Da diese Knospen 7 μ dick geschnitten waren, kann die Anlage der seitlichen Kelchblätter nicht übersehen worden sein. An etwas älteren Knospen sind dann die lateralen Kelchglieder zu sehen, die hier aber stets sofort frei abstehen und niemals mit dem Blütenboden vereint bleiben wie die medianen. Auch die Hebung in der Mediane wird an Querschnitten deutlich; denn die medianen Kelchblätter bleiben fest mit dem Blütenboden vereint und werden erst ziemlich hoch, immer erst über den Blumenblattprimordien, frei (Abb. 1 R—U). An Schnitten durch ältere Knospen sieht man dann in entsprechender Höhe die Anlagen für die seitlichen Staubblätter und für die Blumenblätter völlig frei, während die medianen Kelchblätter noch fest mit dem Blütenboden verbunden sind (Abb. 2 c). Wenn man in solchen Fällen also genau aus der Insertionshöhe die Anlagefolge herauslesen wollte, dann hieße das bei *Arabis procurrens* z. B. laterale Kelchblätter, seitliche Staubblätter, Blumenblätter, mediane Kelchblätter, mediane Staubblätter, Pistill (Abb. 2 c).

Schon wiederholt wurde in der Literatur auf eine Hebung in der Mediane bei den Cruciferen-Blüten hingewiesen. Bereits Eichler beobachtete eine Hebung der medianen Blütenglieder und erwähnte die Möglichkeit einer vertikalen Verschiebung einzelner Glieder. Auch Günthart (1910) und Eggers weisen auf diese Hebung des medianen Sektors hin, wobei Günthart sich besonders auf die Verteilung und Gestalt der Nektardrüsen stützt. Diese Autoren haben die Hebung aber nur dazu benützt, um mehrere Typen von Blüten je nach dem Ausmaße der Hebung zu unterscheiden. Doch beschränken sich diese Untersuchungen stets auf fertige Blüten, während sich meine Befunde auf ganz junge Knospen beziehen. In diesem Stadium ist stets eine Hebung vorhanden, die allerdings in der Intensität schwanken kann. *Crambe maritima* oder *Nasturtium austriacum* z. B. haben solche Blüten, die zu denen ohne Hebung gerechnet werden. Trotzdem ist an einem Querschnitt durch eine ganz junge Knospe, die gerade eben die ersten Primordien der Blütenblätter zeigt, deutlich zu sehen, daß sich die medianen Kelchglieder noch nicht von dem Blütenboden gelöst haben (Abb. 1 Q) und eine Hebung gemeinsam mit der Medianebene des Torus mitmachen. Der genannte Unterschied in der Betrachtungsweise hat zur Folge, daß Günthart und Eggers die Hebung nur in ihrem Ergebnis als räumlichen Zustand betrachten, während ich sie als einen zeitlichen Vorgang mit Folgen für die Anordnung der Blütenteile bewerte.

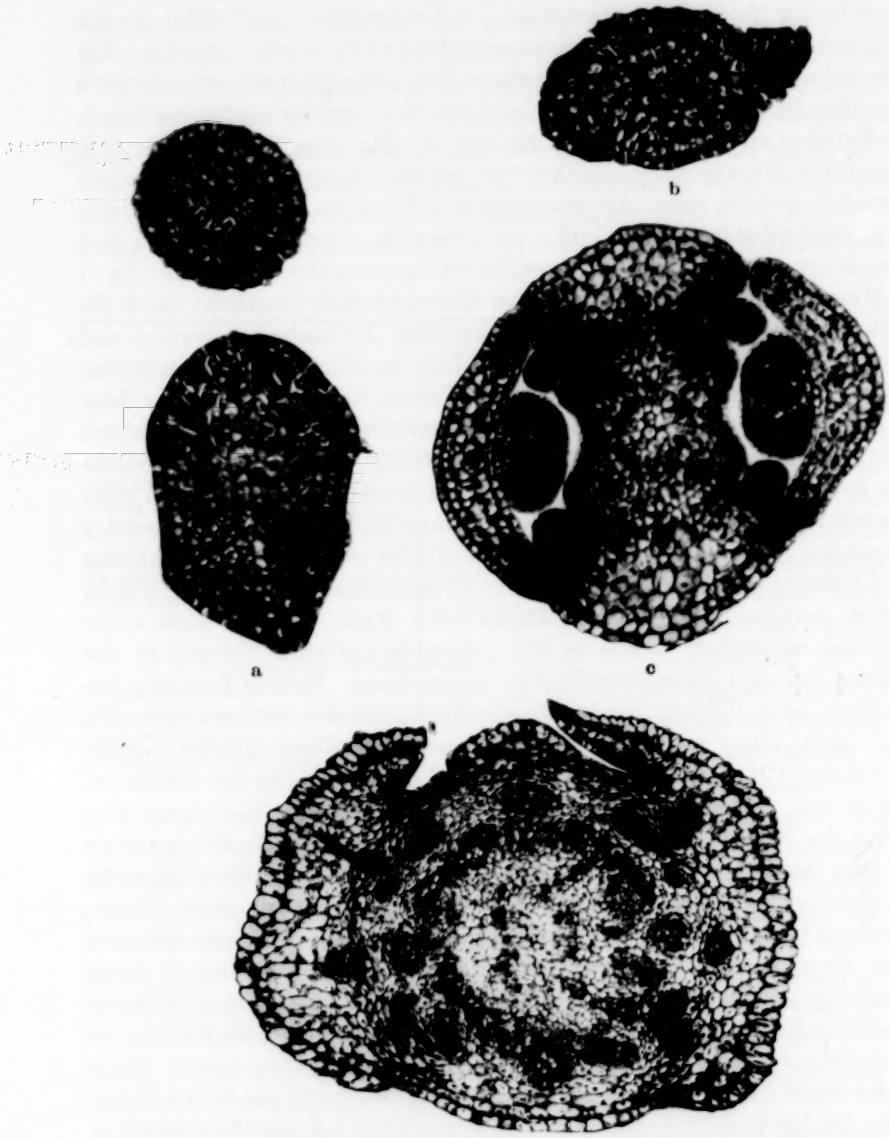

Abb. 2 a—d. a u. b: Querschnittsfolge durch einen jungen Blütenstand von *Cheiranthus cheiri*, die die Anlage der medianen Kelchblätter erkennen läßt. (Der runde Teil oben in Abb. 2 a ist die Abstammungsachse.) c: Querschnitt durch eine junge Knospe von *Arabis procurrens*. Außer den Kelchblättern sind die Anlagen der Blumenblätter, der seitlichen Staubblätter und schwach die der medianen Staubblattpaare ausgebildet. d: Querschnitt durch eine Blütenknospe von *Hypecoum procumbens*.

Eggers gibt in seiner Arbeit eine Querschnittfolge aus einem jungen Blütenstand von *Iberis saxatilis*. Zwei Knospen bezeichnet er, an denen die Entstehung der lateralen Kelchblätter als äußerer Kreis zu sehen sein soll. Diese Knospen sind aber meiner Meinung nach schon zu weit entwickelt, um eine Entstehungsfolge erkennen zu lassen; denn wir sehen in ihnen bereits alle vier Kelchglieder, die vier Blumenblattprimordien und die Primordien der lateralen Staubblätter. Lediglich der Unterschied in der Insertionshöhe ist zu sehen, der ja in jungen Knospen schon vorhanden ist; denn wie vorher ausgeführt wurde, setzt die Hebung in der Mediane sehr früh ein, noch vor der Anlage der lateralen Kelchblätter. Neben diesen beiden Knospen ist aber eine wirklich ganz junge dritte dargestellt, an der man deutlich sieht, daß die *medianen* Kelchglieder zuerst angelegt werden (Eggers 1935, Abb. 1[1], Knospe unterhalb der Abstammungsachse auf Zeichnung B—E).

Was nun die Leitbündelversorgung in derart jungen Knospen betrifft, so konnte ich feststellen, daß Leitbündel erst dann erscheinen, wenn alle vier Kelchglieder angelegt und auch bereits die ersten Anlagen der Blütenblätter erschienen sind. Zunächst sind in der jungen Knospe vier Leitbündel zu beobachten, wie Eggers auch schon festgestellt hat. Zwei von den vier Leitbündeln liegen in der Mediane und sind einander ein wenig nach der Mitte zu genähert, die anderen zwei liegen in der Transversale. Erstere stellen die Mittelbündel der medianen Kelchblätter dar, und letztere versorgen die lateralen Kelchblätter. Als nächste treten dann vier Bündel in der Diagonale auf, die Abzweigungen für die Kelchrandadern abgeben, und zwar für die medianen Kelchblätter sowohl als auch für die lateralen, und die später auch die Blumenblätter versorgen (Abb. 1 O—P), wie bereits von Arber und Eggers festgestellt wurde. Auch in der Art der Verzweigung der Leitbündel wird die Hebung deutlich; denn wie Eggers bereits betont hat, erfolgt die Verzweigung dieser Diagonalbündel nicht in einer Ebene, sondern zunächst erfolgt nur *eine* Gabelung, bei der die Abzweigung für das laterale Kelchblatt abgegeben wird, weiter oben dann eine weitere für das mediane Kelchblatt und das Blumenblatt.

Ich habe wiederholt erwähnt, daß die medianen Kelchblätter in jedem Falle die lateralen Kelchblätter decken; etwas einschränkend muß ich aber bemerken, daß bei älteren Knospen von *Arabis procurrens manchmal* eines der medianen Kelchblätter von den beiden lateralen Kelchblättern gedeckt wird. Auch Eggers weist, wie schon erwähnt, in seiner Arbeit darauf hin und deutet diesen Fall als Beweis dafür, daß die lateralen Kelchblätter den äußeren Kreis darstellten, und daß sie in Blütenständen mit dicht stehenden Blüten nur in ihrem Wachstum gehemmt seien; denn bei *Arabis procurrens* handelt es sich um einen lockeren gebauten Blütenstand. Bei der Untersuchung einer ganzen Reihe

von Knospen von *Arabis procurrens* konnte ich feststellen, daß niemals in ganz jungen Knospen eine solche abnorme Bildung auftritt, sondern nur in älteren. Hierbei handelt es sich also sicher um einen sekundären Vorgang, und da die medianen Kelchblätter bei *Arabis procurrens* sehr locker auf der Knospe aufliegen, ist es leicht möglich, daß sich die lateralen Kelchblätter aus irgendeinem Grunde über die median stehenden schieben (Abb. 1 L—N).

Um nun noch kurz die Kelchblattdeckung in Folgeblüten durchwachsener Formen zu streifen, die EGGERS als Bestätigung seiner Ansicht wertet, möchte ich bemerken, daß solche Folgeblüten direkt auf den Staubblattkreis folgen, unter Auslassung der Fruchtblätter. Da nun aber nach seinen Angaben im Leitbündelverlauf zwischen Blüte und Folgeblüte ein je nach der Art der Frucht (Schötchen oder Schote) kürzeres oder längeres Internodium vorhanden ist, kann angenommen werden, daß die ausgefallenen Fruchtblätter nicht ohne Einfluß auf die Folgeblüte sind. Es erscheint dabei doch merkwürdig, daß das laterale Kelchblattpaar gefördert ist; die unterdrückten *Fruchtblätter* würden ja auch lateral stehen!

Dadurch also, daß die Hebung der Achse in der Mediane zu einer Verschiebung in der Insertion der ersten beiden Phyllompaare führt, ist bewiesen, daß die Auffassung, die im fertigen Zustand höher inserierten medianen Kelchblätter seien die später entstandenen, irrig ist. *Die medianen Kelchblätter sind die ersten*, und damit werden die Deutungen von EICHLER, PAYER, SCHUMANN u. a. bestätigt. Demnach ist also auch die Kelchblattdeckung nicht metatopisch, wie WYDLER (1859), EGGERS u. a. annahmen, sondern eutopisch; die Deckungsweise entspricht der Entstehungsfolge der einzelnen Phyllome.

Man kann also bei dem Cruciferenkelch von der Insertionshöhe nicht auf den Zeitpunkt der ontogenetischen Anlegung schließen. Nun könnte hieraus vielleicht die freilich sehr gekünstelte Deutung konstruiert werden, daß möglicherweise der Vegetationspunkt nach bereits differenzierten Anlagen die nächstjüngeren nicht höher, sondern tiefer ausgliederte (womit dann freilich jede Gesetzmäßigkeit einer Blattstellung aufhören würde). Dieses ließe sich entwicklungsgeschichtlich dadurch prüfen, daß in solchem Falle keine Hebung oder Streckung des betreffenden Internodiums stattfinden dürfte. Die Mikrotom-Längsschnitte zeigen aber stets deutlich sowohl Zellstreckungen als auch Zellteilungen in dieser Region (Abb. 1 D und E, Tabelle 1).

Mit allen diesen Beobachtungen wird also die EICHLERsche Auffassung gerechtfertigt. Dementsprechend gestaltet sich die schematische Darstellung des Ergebnisses, das *Diagramm*. Da EGGERS in seiner Arbeit festgestellt zu haben glaubte, daß die lateralen Kelchblätter zuerst entstünden, hat er auch ein neues theoretisches Cruciferendiagramm auf-

gestellt, in dem die lateralen Kelchblätter den äußeren Kreis bilden. Dieses Diagramm ist nach meinen Befunden nun wieder durch das alte theoretische Cruciferendiagramm von EICHLER zu ersetzen.

Bei den *Fumarioideen* und bei *Hypecoum* decken sich meine ontogenetischen Befunde vollkommen mit denen von MURBECK. Bei beiden Unterfamilien folgt auf das Tragblatt und die Vorblätter, die bei *Corydalis* auch fehlen können, ein median stehender Phyllomkreis, der aus zwei grünen Blättchen besteht. Sie stellen bereits früh ihr Wachstum ein, so daß in fortgeschrittenerem Knospenstadium diese Kelchblätter die Knospe nur halb bedecken. Bei *Corydalis*, *Sarcocapnos* und *Fumaria* fallen sie früh ab, was EGGERS zu der Vermutung führte, daß sie Vorblätter im Übergang zur Unterdrückung seien, die bei den Cruciferen vollständig geworden ist. Mir scheint diese Annahme nicht stichhaltig, da sie in der Ontogenie keine Stütze mehr findet. Sie wird ja schon dadurch widerlegt, daß die Vorblätter (lateral!) *außerdem* tatsächlich vorhanden sind und nur bei *Corydalis* teilweise fehlen. Diese flachen Blätter müssen (wie früher) den flachen, medianen Kelchblättern der Cruciferen gleichgesetzt werden.

Auf diesen Kreis folgt ein zweiter in lateraler Stellung, dessen beide Glieder an ihrem Grunde bei *Dicentra*-Arten tief ausgesackt sind, während bei *Fumaria* und *Corydalis* nur *ein* Glied davon gespornt ist. Dabei erfolgt die Einzelentwicklung dieser unsymmetrischen und nur durch *eine* Ebene spiegelbildlich teilbaren Blüte (EICHLER) genau nach Art der *Dicentra*-Blüte. Es werden zunächst auch hier die beiden transversalen Phyllome völlig gleichmäßig angelegt, und erst in einem späteren Stadium wird eins davon spornartig umgebildet. Bei den Fumarioideen ist dieses lateral stehende Phyllompaar nicht grün, sondern je nach der Art gelb, weiß oder rot gefärbt (so ja auch oft das entsprechende Blattpaar bei den Cruciferen). In diese Aussackung oder in den Sporn reicht hier wie bei den Cruciferen meist eine lange Drüse.

Bei *Hypecoum* ist dieser zweite Kreis trotz der Flachheit der Blüte nach Angaben von MURBECK gleichfalls zuweilen schwach ausgesackt, eine Beobachtung, die ich bestätigen kann. Im übrigen sind diese Blättchen hier breit, trilobiert und an ihrem Rande oft nach innen umgeschlagen. In ihrem unteren Teil sind sie meist grün gefärbt und werden dann oben leuchtend gelb.

Da bei beiden Unterfamilien (Fumarioideen und Hypecooideen) keine Hebung des Blütenbodens vorhanden ist, entspricht hier die Insertionshöhe genau der Reihenfolge der Anlagen.

Interessant ist nun noch, daß auch bei *Sanguinaria*, auf die ich im folgenden noch zurückkommen werde, die lateral stehenden, weißen Perianthblätter (lateral, wenn man die grünen, krautigen Kelchblätter

median orientiert; die Blüte steht terminal) auch ganz wenig ausgesackt sind — eine Beobachtung, auf die auch schon MURBECK hinweist.

2. Die Kronblätter.

Dieser Kreis besteht bei den Cruciferen aus vier gefärbten Blumenblättern, die in der Diagonale stehen. Sie haben stets einen mehr oder weniger schmalen, langen Nagel, und der Kronteller kann dorsiventral gestreckt, strahlig-kreuzförmig oder transversal-gestreckt sein, wie GÜNTHART es nennt. Die Platte des Krontellers kann auch zweiteilig sein wie bei *Erophila* oder fiederspaltig wie bei *Schizopetalum* (EICHLER).

Bei den Fumarioideen sind zwei Kreise blumenblattartig gefärbt. Der äußere Kreis besteht aus zwei in der Transversale stehenden Blättern, die schon bei den Kelchblättern beschrieben wurden. Dann folgt ein innerer Blumenblattkreis, von einem median stehenden Blattpaar gebildet, dessen Glieder an der Spitze oft verkleben und einen besonderen Bestäubungsapparat bilden.

Auch bei *Hypecoum* wurde der äußere blumenblattartig gefärbte Kreis, der transversal steht, bei den Kelchblättern beschrieben. Der innere Blumenblattkreis ist median orientiert und besteht aus einem Phyllompaar, dessen Glieder tief in drei Lappen geteilt sind. Der mittlere Lappen ist in seinem unteren Teil schmal und in seinem oberen löffelförmig verbreitert; der Rand dieses Teiles ist meist gefranst. Auch hier spielt dieses Blattpaar als Bestäubungsapparat eine Rolle. Die beiden Seitenlappen sind länglich. In der Knospenlage liegen sie nicht mit dem Mittellappen verfaltet, sondern schieben sich in eine Tasche der transversalen Phyllome ein, die dadurch entsteht, daß sich die Seitenränder dieser Blätter nach innen umklappen, was ich besonders gut bei *Hypecoum procumbens* beobachten konnte. Die Seitenlappen der inneren Blumenblätter entwickeln sich erst, wie bereits MURBECK festgestellt hat, wenn sich die Pollenmutterzellen der Antheren in Tetradenteilung befinden, wachsen dann aber sehr schnell heran. Der Mittellappen zusammen mit seinen beiden Seitenlappen wurde von EICHLER als dreigespaltenes Staubblatt gedeutet. MURBECK konnte dagegen zeigen, daß dieses Kronblatt nur einem einfachen Staubblatt entsprechen kann; die beiden Seitenlappen wären in diesem Falle als Flügel an der Filamentpartie zu deuten. Er begründet diese Ansicht damit, daß die Seitenlappen erst viel später entstehen und daher nicht mit den Seitenpartien der dreigliedrigen Staubblattphalangen der Fumarioideen homologisiert werden können.

Was nun die Leitbündelversorgung der Kronblätter bei den Cruciferen betrifft, so decken sich meine Befunde mit denen von ARBER und EGGERS. Ich will deshalb hier nur kurz darauf eingehen und nur soweit, wie es mir für die Deutung der Blütenblätter notwendig erscheint. Es

werden nach der Ausgliederung des Leitgewebes für die Kelchblätter bei den Cruciferen diagonale Bündel angelegt, die Abzweigungen an die beiden Kelchblattpaare abgeben, wo sie die Randadern bilden (Abb. 1 O und P). In ihrem weiteren Verlauf gehen sie dann in die Blütenblätter. Anders liegen die Verhältnisse bei den Fumarioideen. Hier treten die Leitbündel für die beiden Blumenblattpaare fast zur gleichen Zeit aus (Abb. 1 V). Das Leitbündel, das in ein transversales Phyllom mündet, gabelt sich und gibt zwei Seitenäste ab, die fast djagonal stehen. Diese diagonal stehenden Bündel verzweigen sich dann und bilden eine Randader der medianen und eine Randader der lateralen Blumenblätter. Bei *Hypecoum* konnte ich nachweisen, daß auch in der Diagonale Leitbündel (Abb. 2 d) entstehen, die sich in drei Teile gabeln. Je eine Abzweigung bildet die Randader des median stehenden grünen Kelchblattes, die andere die Randader des transversal stehenden Phylloms, und die dritte schließlich mündet als Randader in den Mittellappen des medianen Blütenblattes. Wie MURBECK schon angegeben hat, hat der Mittellappen des medianen Blütenblattes drei Leitbündel; von den beiden äußeren zweigen sich dann die Leitbündel der Seitenlappen ab. Obwohl man dem Leitbündelverlauf nicht in allen Einzelheiten morphologische Bedeutung beimessen darf, ist hier bei *Hypecoum* doch die Ähnlichkeit mit dem Leitbündelverlauf bei den Cruciferen sehr auffallend und sein Grundtyp doch noch von den Fumarioideen aus verständlich.

Mit Ausnahme der Cruciferen war bei allen vorher erwähnten Blüten der innere Blumenblattkreis dimer (wenn er auch in verschiedene Teile gespalten sein kann), was auch nach dem sonstigen Aufbau zu erwarten war. Nur bei den Cruciferen ist dieser Kreis tetramer. Dieses hat verschiedene Forscher (WYDLER, ČELAKOVSKÝ 1895, u. a.) zu der Annahme veranlaßt, daß die Vierzahl das ursprüngliche in der Cruciferenblüte sei und die einzelnen dimeren Kreise durch Reduktion zweizählig geworden seien. Da nun bei der ganzen Reihe der *Rhoeadales* häufig Spaltungen im Andröceum vorkommen (MURBECK), war *der* Gedanke naheliegend, daß auch die Vierzahl der Cruciferen-Kronblätter (und ihrer medianen Staubblätter) auf Spaltung zurückzuführen sei. Dieser Gedanke ist bereits von verschiedenen Forschern geäußert worden, so von STEINHEIL, MURBECK u. a. Man könnte sich also vorstellen, daß das mediane innere Blumenblattpaar der Fumarioideen gespalten ist. Bestärkt wird diese Annahme noch dadurch, daß die Petalenwurzeln der Cruciferen der Medianebene genähert sind und nicht genau diagonal liegen, wie GÜNTHART bereits festgestellt hat. Es scheinen auch zwischen den median nebeneinanderliegenden Blütenblättern engere Beziehungen zu herrschen als zwischen den median gegenüberliegenden; denn bei den zygomorphen Blüten wie *Iberis* und *Teesdalea* sind immer die in der Mediane gegenüberliegenden Blütenblätter verschieden ausgestaltet, niemals die

nebeneinanderliegenden. Auch bei Bildungsabweichungen habe ich stets diese Eigenart beibehalten gefunden. Diese Blüten, die einen dorsiventral gestreckten Kronteller aufweisen, betrachtet GÜNTHART als die ursprünglichen, von denen die anderen mit transversal gestrecktem und mit strahlig kreuzförmigem Kronteller abzuleiten seien. EICHLER (1878) warnt nun davor, die Vierzähligkeit durch Spaltung zu erklären, weil in keinem Falle ein Übergang bekannt ist, der diese Spaltung beweisen würde. Er hat aber das innere mediane Petalenpaar von *Hypecoum* nicht in diesem Zusammenhang beachtet. Auch MURBECK hat diesen Schritt nicht getan, nur STEINHEIL hat 1839 mit außerordentlichem Weitblick die Blumenblätter der Cruciferen als homolog mit dem inneren Blumenblattpaar von *Hypecoum* erkannt und sie sich durch Spaltung entstanden gedacht. Beobachtungen, die mir Herr Prof. MARKGRAF mitteilte, lassen sich jedoch im Sinne dieser Homologie auswerten. Der löffelförmige, pollensammelnde Mittellappen bei *Hypecoum* entspricht dem ähnlich gestalteten Bestäubungsphyllom bei *Dicentra*; die Seitenlappen aber finden ihr Homologon in zwei seitlichen Zähnchen, die (z. B. bei *Dicentra cucullaria*) an derselben Stelle entspringen. Ihrer unregelmäßigen Unterbringung als Blatt-Teilen (bei *Hypecoum)* entsprechen die Cruciferen-Petalen dadurch, daß sie eine regellose Knospendeckung aufweisen, was bei ganzen Kronblättern nicht vorkommt. Sonach wäre die Homologie des innersten Perianthkreises bei *Hypecoum* und den Fumarioideen schon durch Formvergleich des fertigen Zustandes gesichert, die entsprechende der Cruciferen hierdurch und durch die Spaltbarkeit sehr wahrscheinlich gemacht. Diese Neigung zu Spaltungen wurde bei verschiedenen Blütenphyllomen der *Rhoeadales* nachgewiesen (MURBECK) und findet sich als Gegenstück zu den Cruciferen bei der mit *Hypecoum* verwandten Papaveracee *Sanguinaria canadensis*. Hier folgen auf die grünen äußeren Kelchblätter der endständigen Blüte, wenn man sie median orientiert, zwei weiß gefärbte Phyllome, die dann entsprechend lateral stehen, und die, wie schon erwähnt, an ihrem Grunde ganz schwach ausgesackt sind. Decussiert mit ihnen, also in der Mediane, stehen weiter zwei weiße Phyllome, die vollständig bis zum Grunde in drei Teile gespalten sind. MURBECK gibt Fälle an, bei denen das mittlere mediane Stück ausfällt und nur noch die beiden seitlich von ihnen stehenden Blätter ausgebildet sind, die dann also diagonal stehen, ganz ähnlich wie die Kronblätter der Cruciferen.

In *Hypecoum* und *Sanguinaria* wären hiernach die Bindeglieder zwischen Cruciferen und Papaveraceen für die Homologisierung des am schwersten deutbaren Blütenkreises, der Krone, gegeben. Man könnte nun danach streben, Übergangsbildungen der Kronblätter zwischen Cruciferen und *Hypecoum* zu finden, etwa verwachsene oder durch einen Rest des „Mittellappens" verbundene Kronblätter bei den Cruciferen.

Solche Fälle sind aber nie bekanntgeworden. Aus der Ontogenie versteht man jetzt, daß sie normalerweise auch gar nicht *möglich* sind: infolge der medianen Torushebung, die im Kelchkreis ausführlich beschrieben wurde (S. 127ff.). Bei den von mir untersuchten Fällen ist in der Höhe, in der Blumenblätter angelegt werden, der Blütenboden noch mit den medianen Kelchblättern vereint, auch bei solchen Blüten, bei denen die Medianhebung ganz gering ist, wie z. B. bei *Nasturtium austriacum* (Abb. 1 Q). Die Paarteile der Petalen werden also sofort auseinandergedrängt, und es ist gar kein Platz vorhanden für Reste des gespaltenen Blumenblattes oder für ein medianes statt zwei. Die Drüsen, die ja bei den Cruciferen nicht nur lateral wie bei den Fumarioideen, sondern oft auch median zwischen den Blumenblättern auftreten, sind nicht als Reste eines Mittellappens zu deuten; sie sind lediglich Ausgliederungen des Blütenbodens und entstehen als solche erst viel später in der Blüte. In der Literatur werden jedoch Fälle beschrieben, bei denen nur *ein* Kronblattpaar, und zwar ein medianes, ausgebildet war [vgl. MESCHAJEFF (1872), ENGLER, CEJP]. Leider werden an den betreffenden Stellen keine Abbildungen von Serienschnitten gegeben, und es läßt sich deshalb schwer entscheiden, ob es sich in diesen Fällen um ein an die falsche Stelle gebogenes Blatt handelt, dessen Gegenstück ganz fehlt, oder ob die Hebung in der Mediane gestört war. Ersteres konnte ich bei einer Blüte von *Arabis procurrens* beobachten, und letzteres war teilweise der Fall bei einer gefüllten Blüte von *Cardamine pratensis*. In dieser Blüte fand ich vor den medianen Kelchblättern ein ziemlich breites Blatt, das sich weiter oben in vier Teile gabelte. An der Stelle, an der sonst die Kronblätter stehen, waren hier auch noch Blätter vorhanden, die aber längere Zeit mit den Kelchblättern verklebt blieben. Diese breiten Blätter bildeten den innersten Kreis. Auf sie folgte die Folgeblüte. Die Herkunft dieses Blattes läßt sich nun verschieden deuten. Man könnte an eine Art Mittellappen denken, wie er bei *Hypecoum* vorkommt; es kann sich dabei aber auch um die zu einem Blatt verwachsenen inneren Staubblätter handeln oder schließlich noch um eine Verwachsung der beiden Staubblätter mit gespaltenen Karpellen. Es ist nicht zu sagen, welche der Möglichkeiten hier zutrifft, nur das eine ist sicher, daß eine Störung in der Hebung stattgefunden hat; denn die Ablösung der Kelchblätter vom Blütenboden erfolgt hier in der Mediane nicht von außen nach innen wie normalerweise, sondern von der Mitte nach außen (Abb. 1 F und G). Die Ränder der Medianebene sind also stärker gehoben worden als der Mittelteil.

Ein anderer Punkt, der auch sehr zugunsten einer näheren Beziehung zwischen den Blumenblättern der Cruciferen und den inneren Kronblättern von *Hypecoum* spricht, ist die schon S. 137 erwähnte Ähnlichkeit im Verlaufe der Leitbündel. Dem Leitbündelverlauf nach

könnte man sagen: bei den Cruciferen ist mit dem Mittellappen des inneren Petalums von *Hypecoum* sein Mittelbündel ganz ausgefallen, seine beiden Seitenbündel führen oberhalb des Ansatzes der Seitenlappen nicht weiter, sondern bestehen von da ab nur aus der Abzweigung, die in die Seitenlappen (bei Cruciferen Kronblätter) eintritt. Beiden gemeinsam ist der Ursprung der Seitenbündel aus Diagonalsträngen, die zugleich die Kelchblätter versorgen.

Noch eine Besonderheit der Blumenblätter der Cruciferen dürfte für die Deutung Belang haben: ihr Zurückbleiben im Wachstum. Sie werden sehr früh schon angelegt, bleiben dann aber im Wachstum zurück und werden von den Staubblättern überholt; erst kurz vor dem Erblühen wachsen sie sehr rasch heran. Bei den Seitenlappen des inneren Phyllomkreises von *Hypecoum* ist es nun gleichfalls so, daß diese, wie vorher schon erwähnt, erst nach der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen gebildet werden. Diese Tatsache läßt doch die Vermutung aufkommen, daß hier homologe Organe vorliegen. Allerdings finden wir die gleiche Eigenart auch bei anderen Blüten, z. B. bei *Papaver*, *Eschscholtzia* u. a. GOEBEL (1935) hat dasselbe auch bei *Ranunculus* beobachtet und deutet es derart, daß er die Blumenblätter als umgebildete Staubblätter ansieht, die zunächst eine Hemmung erfahren, um dann sozusagen in eine neue Bahn einzulenken. Auch bei den Cruciferen sind die Blütenblätter umgebildete Stamina. Trotzdem muß die übereinstimmende Verspätung bei den Cruciferen und Hypecooideen eine besondere Bedeutung haben. Denn auch die Mittellappen von *Hypecoum* und die medianen Petalen der Fumarioideen sind umgebildete Staubblätter (oder Teile davon), aber bei ihnen tritt diese Erscheinung nicht auf, sondern nur bei den Seitenlappen von *Hypecoum* und bei den Kronblättern der Cruciferen.

Abschließend darf nunmehr gesagt werden, daß *die Kronblätter der Cruciferen paarweise aus den medianen inneren Blütenblättern der Hypecooideen und Fumarioideen ableitbar* sind.

3. Das Andröceum.

In der ontogenetischen Entwicklung des Andröceums decken sich meine Befunde vollkommen mit denen von EICHLER (für Cruciferen), EGGERS, MURBECK, JARETZKY (1928).

Das Andröceum besteht bei *Hypecoum* aus zwei Kreisen, die beide zwei dithekische Glieder aufweisen und im äußeren Kreis transversal stehen, im inneren median. Durch Spaltung der Glieder des inneren Kreises kann man sich dann die Fumarioideen abgeleitet denken, die in diesem Kreis median zwei monothekische Stamina aufweisen. Deren Filamente sind teilweise mit denen der transversalen Staubblätter, also dem äußeren Kreis, verklebt. Bei den Cruciferen schließlich kann man

sich die Spaltung noch weiter fortgeschritten denken; hier befinden sich im inneren Kreis zwei vollkommen freie, dithekische Glieder.

4. Das Gynäceum.

Auch was die ontogenetische Entwicklung des Gynäceums betrifft, stimmen meine Befunde mit denen von EGGERS überein. Es entsteht zunächst in der jungen Anlage nur ein ovaler Wall in der Mitte, der bald darauf eine schmale, transversal verlaufende Einsenkung erhält. Etwas später erscheinen dann die beiden Plazenten in der Mediane. Sie sind als eingerollte Karpellränder zu deuten, wie HANNIG (1901) wohl eindeutig festgestellt hat, dessen Untersuchungsergebnisse im Leitbündelverlauf ich nur bestätigen kann. Es sind also nur zwei transversal stehende Karpelle in der Cruciferenblüte vorhanden und nicht mehrere, wie ARBER, KLEIN, SAUNDERS (1923) u. a. glaubten.

Bei den Fumarioideen und Hypecooideen sind ebenfalls zwei lateral stehende Fruchtblätter vorhanden (MURBECK).

5. Vergleich der Diagramme.

Wie im vorhergehenden ausgeführt wurde, bestehen doch viele Homologien zwischen den Cruciferen und den Papaveraceen. Wenn man nun die Diagramme der einzelnen Gattungen nebeneinanderstellt, wird der nahe Zusammenhang noch deutlicher. Das nunmehr bestätigte theoretische Cruciferendiagramm von EICHLER neben dem Diagramm von *Hypecoum* und dem der Fumarioideen läßt dies eindeutig erkennen (Abb. 1 W—Y).

Tragblätter und Vorblätter fallen bei den Cruciferen aus. Den Anfang macht der median stehende äußere Kelchblattkreis. Decussiert damit steht der laterale Kelchblattkreis, dessen Phyllome bei Fumarioideen, Cruciferen und zuweilen auch bei *Hypecoum* am Grunde mehr oder weniger stark ausgesackt oder gespornt sind. Darauf folgt der Kronblattkreis, der bei den Fumarioideen aus einem medianen Blattpaar besteht, bei *Hypecoum* aus einem ebensolchen mit zwei Paar Seitenlappen und bei den Cruciferen nur aus den zwei Paaren selbständig gewordener Seitenlappen, die nun fast diagonal stehen und keine Verbindung mehr miteinander haben.

Der auf die Blumenblätter folgende laterale Staubblattkreis besteht bei allen drei Familien aus einem Paar dithekischer Staubblätter. Der innere Andröceumkreis schließlich zeigt eine Reihe zunehmender Spaltung von *Hypecoum* über die Fumarioideen zu den Cruciferen. Bei *Hypecoum* sind seine Glieder noch ganz ungespalten; sie spalten sich zu monothekischen Stamina bei den Fumarioideen, und sie erscheinen bei den Cruciferen als voll ausgebildete dithekische Staubblätter.

Das Gynäceum schließlich wird in jedem der drei Fälle aus zwei lateralen Karpellen gebildet.

Auch die Gattung *Sanguinaria*, die mehrere der genannten Gattungen durch ihre Merkmale verbindet, gibt Anhaltspunkte für solche Ableitung. Auch hier (vgl. S. 135) ist das laterale erste Blumenblattpaar am Grunde etwas ausgesackt, und vor ihm steht das äußerste Staubblattpaar. Das mediane Blumenblattpaar ist in zwei bis drei völlig freie Blätter gespalten. Die seitlichen Lappen dieses dreiteiligen Phylloms zeigen eine ähnliche diagonale Stellung wie die Kronblätter der Crucifern. Die Tendenz zur Spaltung ist hier noch viel stärker ausgeprägt, was besonders bei den Staubblättern in Erscheinung tritt und bei den Papaveroideen von MURBECK für die Polymerie des Andröceums und des Gynäceums experimentell nachgewiesen wurde.

Die Blüte der Cruciferen ist also ganz nach dem dimeren Plan aufgebaut. Ihre Formel muß heißen:

$$K\,2+2 \quad C\,2^2 \quad A\,2+2^2 \quad G\ (\underline{2})$$

Die allgemeinste Blütenformel der Papaveraceen ist der der Cruciferen auf den ersten Blick nicht sehr ähnlich. Die Ähnlichkeit wird aber deutlicher, wenn man vorher die Formeln der Fumarioideen und Hypecooideen betrachtet:

Hypecooideen:	K 2	C 2 + 2	A 2 + 2	G (2)
Fumarioideen:	K 2	C 2 + 2	A 2 + 2/2	G (2)
Papaveroideen:	K 2	C 2 + 2	A $2^\infty + 2^\infty$	G (2)

Unterschiede liegen also im Kelchblattkreis, im Kronblattkreis und im Andröceum. Bei den Cruciferen sind stets zwei Kelchblattkreise vorhanden und ein Kronblattkreis, während bei den Papaveraceen ein Kelchblattkreis und zwei Kronblattkreise ausgebildet sind. Genauer besehen, ist aber die begriffliche Trennung von Kelch und Krone nicht scharf; die lateralen Sepalen sind bunt bei manchen Cruciferen *(Lunaria)* und bei allen Fumarioideen, während der entsprechende Quirl bei *Hypecoum* Glieder zeigt, die in ihrem oberen Teil bunt sind und im unteren grün. Während aber die Papaveroideen den Zustand der monozyklischen zwei Kelchblätter gefestigt haben, sind die Cruciferen mehr oder weniger zu dizyklischem Kelch fortgeschritten. Beides ist nicht auseinander ableitbar, wohl aber von einem Typ, wie ihn *Hypecoum* bewahrt hat.

Ein weiterer Unterschied liegt, wie oben schon angeführt, im Andröceum. Hier zeigt sich deutlich eine Vermehrung der Staubblätter von *Hypecoum* über die Fumarioideen und Cruciferen zu den Papaveroideen.

Die Hypecooideen entsprechen am meisten dem Grundplan der *Rhoeadales*. Nahe stehen ihnen vielleicht auch die Pteridophylloideen, die besonders durch den Bau des Andröceums eine Überleitung zu den Papaveroideen bilden. Ein anderer Zweig geht dann von dem *Hype-*

coum-Urtyp ab zu den Cruciferen und daneben ein dritter zu den Fumarioideen. Damit ist also die Vermutung von MURBECK bestätigt, daß die Cruciferen von den Fumarioideen abgeleitet werden müssen. Das von ihm nicht sehr beachtete Bindeglied ist die Gattung *Hypecoum*.

Zusammenfassung.

Es konnte festgestellt werden, daß bei den Cruciferen die medianen Kelchblätter den äußersten Kreis darstellen und auch zuerst angelegt werden, obwohl die lateralen Kelchblätter tiefer inseriert sind. Dieser Unterschied in der Insertionshöhe wird durch eine schon früh beginnende Hebung in der Mediane erklärt.

Die vier Blumenblätter der Cruciferen sind durch Spaltung zweier einfacher Anlagen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung entstanden. Sie sind dem inneren Blumenblattpaar der Fumarioideen und auch dem inneren Blumenblattpaar von *Hypecoum* homolog.

Bei einem Vergleich der Diagramme konnte gezeigt werden, daß in allen Kreisen Homologien zwischen Fumarioideen, Cruciferen und Hypecooideen bestehen. Daraus ist auf nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu schließen. *Hypecoum* nimmt dabei eine Mittelstellung ein, derart, daß sich auch die übrigen Familien von seinem Typ ableiten lassen.

Die Arbeit ist in den Botanischen Staatsanstalten München unter Leitung von Prof. Dr. MARKGRAF ausgeführt worden.

Literatur.

ARBER, A.: Studies in floral morphology. I. On some structural features of the cruciferous flower. New Phytologist **30**, 11 (1931). — Studies in floral morphology. II. On some normal and abnormal Crucifers: with a discussion on teratology and atavism. New Phytologist **30**, 172 (1931). — Studies in floral morphology. III. On the Fumarioideae, with special reference to the androecium. New Phytologist **30**, 317 (1931). — Studies in floral morphology. IV. On the Hypecoideae, with special reference to the androecium. New Phytologist **31**, 145 (1932). — BAILLON, H.: Histoire des Plantes, Bd. 3. Paris 1872. — BENECKE, F.: Zur Kenntnis des Diagramms der Papaveraceae und Rhoeadinae. Bot. Jb. Syst. usw. **2**, 373 (1881). — BUCHENAU, F.: Bemerkungen über den Blütenbau der Fumariaceen und Cruciferen. Flora (Regensburg) **49**, 39 (1866). — CEJP, K.: Beitrag zur vergleichenden Morphologie der dimerischen Blüten. Beih. Bot. Cbl. 1. Abt., **41**, 128 (1925). — ČELAKOVSKÝ, L.: Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie, ein Beitrag zur Morphologie der Blüten. Sitzgsber. böhm. Ges. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1894**, Nr 3, 9. — EAMES, A. J., and C. L. WILSON: Carpel morphology in the Cruciferae. Amer. J. Bot. **15**, 251 (1928). — Crucifer carpels. Amer. J. Bot. **17**, 638 (1930). — EGGERS, O.: Über die morphologische Bedeutung des Leitbündelverlaufes in den Blüten der Rhoeadalen und über das Diagramm der Cruciferen und Capparidaceen. Planta (Berl.) **24**, 14 (1935). — EICHLER, A. W.: Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. Flora (Regensburg) **48** 433 (1865). — Einige Bemerkungen über den Bau der Cruciferenblüte und das

Dédoublement. Flora (Jena) **52**, 97 (1869). — Blütendiagramme. II. Teil. Leipzig 1878. — ENGLER, A.: Über monströse Blüten von *Barbaraea vulgaris* BR., ein Beitrag zur Bestätigung des Dédoublements in der Cruciferenblüte. Flora (Regensburg) **55**, 449 (1872). — ENGLER, A., u. L. DIELS: Syllabus der Pflanzenfamilien, 11. Aufl. Berlin 1936. — ENGLER, A., u. K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 17b. Leipzig 1936. — GODRON, D. A.: Mémoire sur les Fumariées à fleurs irrégulières et sur la cause de leur irrégularité. Ann. des Sci. natur., 5. Sér. **2**, 272 (1864). — GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. Jena 1933. — Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Zbl. **24**, 673, 737, 768 (1904) (besonders S. 746—751). — GÜNTHART, A.: Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena 1910. — HANNIG, E.: Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferenfrüchte. Bot. Ztg **59**, 207 (1901). — HILDEBRAND, F.: Über die Bestäubungsvorrichtungen bei den Fumariaceen. Jb. Bot. **7**, 423 (1869/70). — JARETZKY, R.: Bildungsabweichungen in Cruciferenblüten. Planta (Berl.) **5**, 444 (1928). — KERNER v. MARILAUN, A.: Pflanzenleben, 2. Aufl., Bd. 2. Leipzig u. Wien 1905. — KLEIN, J.: Der Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage. Ber. dtsch. bot. Ges. **12**, 18 (1894). — KRAUSE, G.: Einige Bemerke über den Blumenbau der Fumariaceae und Cruciferae. Bot. Ztg **4**, 121 (1846). — MESCHAJEFF, V.: Symmetrie der Blüte der Cruciferen. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou **1872**. (Nach dem Ref. in Bot. Ztg **31**, 189 (1873) u. nach Angaben von MURBECK u. BENECKE). — MURBECK, SV.: Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen. Kgl. Sv. Vetenskapsakad. Hdl. **50**, 1 (1912). — NAWRATIL, H.: Zur Morphologie und Anatomie der durchwachsenen Blüte von „*Arabis alpina* var. flore pleno". Österr. bot. Z. **66**, 353 (1916). — PAYER, J. B.: Traité d'Organogénie Végétale Comparée de la Fleur. Paris 1857. — PENZIG, O.: Pflanzenteratologie, 2. Aufl. Berlin 1921. — SAUNDERS, E. R.: A reversionary character in the stock (*Matthiola incana*) and its significance in regard to the structure and evolution of the gynoecium in the Rhoeadales, the Orchidaceae, and other families. Ann. of Bot. **37**, 451 (1923). — On some recent contributions and criticisms dealing with morphology in Angiosperms. New Phytologist **31**, 174 (1932). — SCHUMANN, K.: Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890. — STEINHEIL, A.: Considérations sur l'usage que l'on peut faire des rapports de position qui existent entre la bractée et les parties de chaque verticille floral, dans la détermination du plan normal sur lequel les différentes fleurs sont construites. Deuxième partie. I. Des rapports qui existent entre les verticilles de la fleur et la bractée. Ann. Sci. natur., 2. Sér. **12**, 335 (1839). — TIEGHEM, PH. VAN: Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris 1868. — WARMING, E.: Handbuch der systematischen Botanik. Übersetzt von E. KNOBLAUCH. Berlin 1890. — WETTSTEIN, R. v.: Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl., Bd. 2. Leipzig 1935. — WRETSCHKO, M.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **58**, 211 (1868). — WYDLER, H.: Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Papaveraceae, Fumariaceae, Cruciferae. Flora (Regensburg) **42**, 289 (1859).

Dr. IRMGARD ALEXANDER, München 38,
Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 41, S. 145—166 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.

ÜBER DEN WIRKSTOFFBEDARF ISOLIERTER HAFEREMBRYONEN.

Von

HERMANN v. GUTTENBERG und HANNE-LORE WIEDOW.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 16. Mai 1952.)

I. Einleitung.

Die Kultur isolierter, also von den Wirkstoffquellen des Endosperms befreiter Embryonen gestattet es, in relativ einfacher Weise festzustellen, welche von diesen Stoffen zum Wachstum unbedingt erforderlich sind. Voraussetzung für den Erfolg solcher Versuche ist, daß der Embryo, wenn überhaupt, so nur über sehr geringe Mengen von Wirkstoffen verfügt, solche jedoch im Endosperm reichlich gespeichert sind. Dies trifft, wie ein Überblick über die einschlägige Literatur zeigt, besonders für Gramineen zu. Bei Leguminosen und anderen Pflanzen, bei welchen die Nähr- und Wirkstoffe in den Kotyledonen gespeichert sind, müssen diese entfernt werden, um den Wirkstoffbedarf des Sproß- und Wurzelsystems prüfen zu können.

Die bisher vorliegenden Untersuchungen, über die im folgenden kurz berichtet werden wird, sind noch keinesfalls erschöpfend. Es schien daher aussichtsreich, weitere Studien auf diesem Gebiet durchzuführen. Vor allem sollte dabei versucht werden, festzustellen, inwieweit die Wirkstoffe von Endospermen verschiedener Pflanzen gegeneinander austauschbar sind. Dabei mußte sich auch ergeben, ob für einzelne Arten oder auch Pflanzenfamilien spezifische Stoffe charakteristisch sind, die, fremden Embryonen geboten, sich dort als unwirksam oder schädlich erweisen. Schließlich war zu prüfen, ob aus solchen mit artfremden Wirkstoffen aufgezogenen Embryonen erwachsene Pflanzen entstehen, die in irgendeiner Weise Veränderungen gegenüber Normalpflanzen zeigen.

Die bisher vorliegenden Arbeiten wurden mit Gramineen und Erbsen durchgeführt. Da unser eigenes Versuchsobjekt Haferembryonen waren, müssen besonders die älteren Untersuchungen über Gramineen beachtet werden.

POHL (1936) hat für ältere Haferkeimlinge den Nachweis erbracht, daß die Koleoptile ihre Wuchsstoffe aus dem Endosperm bezieht. F. MEYER (1936) ermittelte als Wuchsstoffreservoir der Maiskörner das Endosperm, und zwar besonders die Aleuronschicht, für *Helianthus* und

andere Dikotyledonen die Kotyledonen. Overbeek (1937) bestätigte den Befund Pohls. Voss (1937 und 1939/40) befreite Maisembryonen trockener Körner vom Endosperm und zog sie auf Nähragar. Nach durchschnittlich 14 Tagen wurde die nicht einmal 1 cm lange Koleoptile meist von den Blättern durchbrochen, die noch mehrere Wochen wachstumsfähig waren, aber schmal und zart blieben. Wurde zum Nähragar ein aus Maiskörnern extrahierter Wuchsstoff gegeben, so zeigten die Pflanzen ein bedeutend gesünderes Wachstum. Der auffallende Wachstumsunterschied isolierter Embryonen mit und ohne Wuchsstoffgaben zeigt in eindeutiger Weise, daß der Reservewuchsstoff des Endosperms für das anfängliche Wachstum notwendig ist. Im Licht gekeimte Embryonen entwickelten sich ohne Wuchsstoffgabe nur zu kümmerlichen Pflanzen. Der junge isolierte Maiskeimling vermag also anfangs auch am Licht keinen oder kaum Wuchsstoff zu bilden. Verschiedene Konzentrationen von Heteroauxin, so 2×10^{-5}, 2×10^{-4} und 5×10^{-3} mol bewirkten keine Wachstumsförderung, im letzten Falle sogar eine Hemmung. Hieraus will Voss schließen, das β-Indolylessigsäure im keimenden Embryo den natürlichen Wuchsstoff nicht ersetzen kann. Die von Voss gewählten Konzentrationen waren aber wohl zu hoch gewählt, da erwiesen ist, daß eine Sproßförderung erst bei einer Verdünnung 10^{-7} bis 10^{-8} mol und die entsprechende Wurzelförderung bei 10^{-11}—10^{-12} mol erfolgt.

Avery, Berger und Shalucha (1941) fanden, daß die Auxinausbeute vom Maiskorn bei der Extraktion im alkalischen Medium (p_H 10) um das 10fache erhöht wird. Verwendet man diese Technik bei *Secale*, so erhält man 20mal mehr Wuchsstoff als mit Wasser. Das trockene Korn enthält also nur einen kleinen Betrag von „Auxin", aber erhebliche Mengen einer inaktiven Substanz, aus der Wuchsstoff bei Erhitzung in alkalischer Lösung gebildet wird. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Avery, Creighton und Shalucha (1940) und für Weizenkörner Haagen Smit, Leech und Berger (1941).

Hatcher (1943) untersuchte den Wuchsstoffhaushalt von *Secale*. Der Wuchsstoff — es soll sich um β-Indolylessigsäure handeln — liegt im Reifestadium der Körner größtenteils in gebundener Form vor. Hatcher und Gregory (1941) untersuchten die Wuchsstoffproduktion im Roggenfruchtknoten nach der Befruchtung. Der Wuchsstoff zeigt in der 3. Woche ein Maximum und soll dann im reifen Korn fast völlig schwinden. Auch reife Weizen- und Gerstenkörner enthalten wenig Wuchsstoff, Hafer etwas mehr und Mais reichlich. Die Wuchsstoffe finden sich nur im Endosperm, aber nicht im Embryo. Der Speicherort des Wuchsstoffes wurde durch getrenntes Extraktionsverfahren der Embryonen, der Aleuronschicht und des Endosperms bestimmt. Es ergab sich eine hauptsächliche Beschränkung auf die Aleuronschicht.

Bei Extraktion des in Stücke zerlegten Kornes zeigte sich, daß der Wuchsstoff auf der Skutellumseite stark angereichert ist. In einer weiteren Arbeit wies HATCHER (1945) nach, daß bei reifen *Triticum*-Früchten die Hauptmenge von Vitamin B_1 sich im Skutellum befindet. Seine Mobilisierung scheint erst mehrere Tage nach der Keimung zu erfolgen.

Die Tatsache, daß isolierte Getreideembryonen besser wachsen, wenn die Abtrennung erst einige Stunden nach Einquellung der Samen erfolgt, wurde zunächst nur mit der Übertragung hormonartiger Stoffe aus dem Endosperm erklärt. Wie BROWN (1943, 1946) bei *Hordeum* nachwies, spielt jedoch die Veränderung der Außenbedingungen für den Embryo zumindest ebenfalls eine Rolle. Bei Kultur in isoliertem Zustand ist für ihn, verglichen mit der Situation im intakten Samen, die Nährstoff- und Wasserversorgung erhöht. Infolgedessen nimmt der Wassergehalt rascher zu als bei nicht isolierten Embryonen. Das Trockengewicht vermindert sich aber, besonders in den ersten 24 Std, offenbar infolge der Auslaugung von Stoffen. Diese Faktoren müssen berücksichtigt werden.

PURVIS (1944, 1947, 1948) zog isolierte Embryonen von Winterroggen in Kulturen für Vernalisationszwecke. Hierbei stellte sie fest, daß die Hungerzeit der Embryonen auf kohlehydratfreiem Medium nicht 4 Tage überschreiten darf, da sie sonst zunehmend die Fähigkeit verlieren, anschließend gebotenen Zucker noch für Wachstum und Vernalisierbarkeit zu verwerten. Die Wirkung des Endosperms tritt auch bei der Vernalisation in folgender Schilderung deutlich zutage: Isolierte Embryonen von Petkuser Winterroggen wurden im Vergleich mit intakten Körnern in feuchtigkeitsgesättigtem Sande, bei niederen, in den einzelnen Versuchsreihen variierenden Temperaturen und bei variierter Behandlungsdauer vernalisiert. Nach bestimmter, bei allen Versuchen gleicher Vegetationsdauer wurde die erfolgte Umstimmung zur Blütenbildung bestimmt. Hierbei zeigten isolierte Embryonen, die auf zuckerhaltigem Agar gezogen worden waren, eine Verzögerung der Vernalisation, die sich durch Zugabe von Heteroauxin, Hefeextrakten und Endospermmehlen nicht aufheben ließ, wohl aber dadurch, daß der Embryo 1—2 Tage mit dem eigenen Endosperm in Verbindung gelassen wurde. Es wird gefolgert, daß während der Verzögerungszeit im Embryo ein für die Vernalisation notwendiger Stoff gebildet wird, der normalerweise dem Embryo aus dem Endosperm, vielleicht aus der Aleuronschicht, zugeführt wird. Genaueres könne hierüber aber noch nicht ausgesagt werden.

v. GUTTENBERG und LEHLE-JOERGES (1947) stellten fest, daß bei *Zea Mays* und *Avena sativa* zweierlei Wuchsstoffe des Endosperms bei der Keimung in den Embryo einwandern, nämlich Indolylessigsäure und ein säurefester Wuchsstoff.

Um die Wirkung von *Vitamin B_1* auf das Wachstum grüner Pflanzen zu studieren, ließen BONNER und AXTMAN (1937) Erbsensamen im Dunkeln keimen. Nach 6 Std wurden die Kotyledonen entfernt und der Restteil, der mit dem völlig mißverständlichen Ausdruck „excised embryos" bezeichnet wird (die Kotyledonen sind doch auch ein Teil des Embryos!), steril in Nährlösung (darunter 4% Rohrzucker) kultiviert. In Übereinstimmung mit einer früheren Angabe von KÖGL und HAAGEN SMIT (1936) stellten sie einen stark fördernden Einfluß von Vitamin B_1 auf das Wachstum von Wurzel und Sproß fest. Aus einer weiteren Arbeit von BONNER (1938, 1) sei folgendes angeführt: Erbsenkeimlingen wurden, sobald das Epikotyl eine Länge von 4 cm erreicht hatte, die Kotyledonen abgeschnitten. Die Hälfte der Versuchsobjekte wurde dem Licht ausgesetzt, die andere Hälfte im Dunkeln gezogen. Nach verschieden langer Versuchsdauer wurden jeweils die Sproß- und Wurzelspitzen dem *Phycomyces*-Test unterzogen. In den Pflanzen, die im Dunkeln gezogen waren, blieb der Gehalt an Vitamin B_1 von Wurzel- und Sproßspitze samt Blättern ziemlich unverändert. In den Lichtserien dagegen stieg der B_1-Gehalt in der Sproßspitze samt Blättern sehr an. Damit geht ein erhöhter B_1-Gehalt der Wurzel parallel, da diese das Vitamin aus den Blättern zugeleitet erhalten. Wachsen etiolierte kotyledonenlose Erbsenembryonen im Dunkeln auf einem Nährmedium, so sprechen sie auf B_1-Zugabe durch ein Wachstum des Sprosses an. Dabei ist aber immer zu beachten, daß eine kräftigere Entwicklung des Wurzelsystems dem Sproß auch reichlicher Stoffe zuführt.

Wichtig sind auch die Untersuchungen BONNERS über den Einfluß der *Ascorbinsäure* auf das Wachstum von Pflanzenembryonen. In der früher genannten Arbeit (BONNER und AXTMAN) wurde gefunden, daß der fördernde Einfluß von Vitamin B_1 durch Zusatz von Vitamin C noch beträchtlich erhöht werden kann. Eine weitere Arbeit (BONNER und BONNER 1938) enthält die Feststellung, daß die Embryonen verschiedener Erbsensorten sich sehr in der Fähigkeit, Ascorbinsäure bei Rohrzuckerzusatz su synthetisieren, unterscheiden. Sorten, die selbst nur geringe Mengen aufbauen können, zeigen bei Hinzufügen von Vitamin C zum Kulturmedium erhöhtes Wachstum. Dagegen bilden andere genügende Mengen dieser Substanz selbst und reagieren dann nicht mehr auf Zusatz. So konnte bei der Erbsensorte „Perfektion" durch Ascorbinsäurezusatz eine Wachstumsförderung erlangt werden, bei der Sorte „Wrinkled Winner" dagegen nicht.

BONNER (1938, 2) bewies ferner, daß auch *Nikotinsäure* ein Wachstumsfaktor für die wachsenden Erbsen ist. Die Erbsen wurden von den Kotyledonen befreit und im Dunkeln auf Nährböden gezogen. Die mit Nikotinsäure versorgten Keimlinge übertrafen die Kontrollen nach 4 Wochen um $^1/_3$ an Sproßlänge. Vitamin B_1 in derselben Konzentration

erzeugt einen beträchtlich größeren Effekt, die Mischung beider Stoffe den größten. Da das erhöhte Sproßwachstum aber, wie oben erwähnt, sicherlich zum Teil auf das vergrößerte Wurzelsystem zurückzuführen ist, war es wichtig zu bestimmen, welchen Einfluß Nikotinsäure auf das Wachstum der Wurzel ausübt. Zu diesem Zwecke wurden isolierte Erbsenwurzeln in vitro mit Nikotinsäurezusatz zum Nährmedium gezogen. Die Ergebnisse zeigten, daß Nikotinsäure allein keine Wirkung auf das Wurzelwachstum ausübt, jedoch den fördernden Einfluß von Vitamin B_1 hier noch erhöht. Somit dürfte die Nikotinsäurewirkung auf den Sproß primär auf Wurzelbeeinflussung beruhen. Die allgemeine Verbreitung der Nikotinsäure in Blättern, Samen usw. beweist nach Bonner schon a priori ihre Notwendigkeit.

Sehr aufschlußreiche Erfolge bei Vitamin C-Zusatz konnten Virtanen und Saubert v. Hausen (1949, 1950) erzielen. Wurden von Erbsenkeimlingen 4—5 Tage nach der Keimung die Kotyledonen entfernt, und die Pflanzen dann in sterile Nährlösung, die Nitrat als Stickstoffquelle enthielt, übertragen, kam das Wachstum bald zum Stillstand. Wurde zu solchen Kulturen aber Ascorbinsäure, 30—40 mg je Pflanze in einem Liter Nährlösung, zugesetzt, gelang es sogar Pflanzen zu erhalten, die blühten. Durch andere Vitamine ließ sich dieser Effekt nicht erzielen. Bei Weizenembryonen, deren Endosperm wenige Stunden nach der Quellung entfernt wurde, war ein Zusatz von Vitamin C nur anfangs nötig, falls Nitrat als N-Quelle diente. Bei Zusatz von 100—200 mg Vitamin C je Pflanze konnte ein erstes Wachstum erzielt werden, das bestenfalls dem einer normalen Pflanze gleichkam. Schon nach wenigen Tagen vermag dann die junge Pflanze das notwendige Vitamin C selbst zu bilden. Bei beiden Objekten fand die Förderung nur statt, wenn Kalziumnitrat als N-Quelle geboten wurde, bei Verwendung von Ammonsulfat zeigt Ascorbinsäure keinen fördernden Einfluß. Diese Befunde stützen die Auffassung, daß die ausschlaggebende Einwirkung des Vitamin C auf das Wachstum der Pflanze auf seiner Funktion als Redoxsystem bei der Nitratreduktion beruht. Die Bestätigung erbrachte Virtanen auf experimentellem Wege. Bei Einführung zweier Platinelektroden in den Stengel von *Phaseolus* konnte er durch Vitamin C-Zusatz (Ammonnitrat als N-Quelle) eine recht erhebliche Herabsetzung des inneren Potentials der Pflanze beobachten. Das Nitrat kann ohne Potentialsenkung offenbar nicht reduziert werden. Die verschiedene Wirkung des Nitrat- und Ammonstickstoffes ist demnach vor allem auf das jeweilige Redoxpotential zurückzuführen.

II. Eigene Untersuchungen.

a) Nährsalze mit oder ohne Glukose.

Ziel der vorliegenden Arbeit war vor allem, die Wirkungsweise verschiedener Samenextrakte auf isolierte Haferembryonen kennenzulernen

Dazu war es notwendig, in Vorversuchen festzustellen, wie sich wirkstofffrei gezogene Embryonen verhalten, und wie sie auf die Zufuhr von Zucker sowie von bekannten Wirkstoffen reagieren.

Als Versuchsobjekt dienten *Avena*-Embryonen. Da die Wirkstoffbildung lichtabhängig ist, wurden die Kulturen im Dunkeln durchgeführt und nur zur Kontrolle und Ergänzung einige Lichtversuche unternommen. Diese ergaben, daß isolierte *Avena*-Keimlinge schon frühzeitig in der Lage sind, die nötigen Wirkstoffe zu synthetisieren; sie zeigen am Licht ohne Zufuhr von Wirkstoffen normales Wachstum. Somit ist der *Avena*-Keimling selbständiger als der vom Mais, der nach den früher beschriebenen Versuchen von Voss in der Jugend einen Zusatz von Wirkstoffen verlangt, während der des Weizens nach VIRTANEN die Zufuhr von Ascorbinsäure benötigt.

1. Methodik. Die intakten Haferkörner wurden in einer Lösung von 70%igem Alkohol + Chinosol, in der Verdünnung $1:10^6$, sterilisiert. Die Frucht-Samenschale konnte leicht mit Hilfe einer sterilen Pinzette ohne Berührung des Embryos entfernt werden. Dieser wurde dann mit einem scharfen Skalpell vom Endosperm getrennt. Wird der Hafer eingeweicht, so gelingt zwar die Trennung viel leichter, die Gefahr einer schon eingetretenen Wirkstoffübertragung ist aber zu groß. Bei genügender Vorsicht konnte so ein recht erheblicher Prozentsatz von Keimlingen steril gehalten werden. Als Nährboden wurde 2%iger Agar verwendet. — Die Embryonen wurden zunächst 3 Tage in Petrischalen, nur auf Agar im Thermostaten bei 27° C gezogen und dann unter möglichster Vorsicht in Erlenmeyerkolben übertragen. Diese enthielten jeweils 50 cm³ Nährboden folgender Zusammensetzung: 2% Agar, 2% Glukose (hergestellt aus Holz, völlig wirkstofffrei, Firma: Deutsche Bergin AG. für Holzhydrolyse, Mannheim-Rheinau), PFEFFERsche Nährlösung [je Liter 250 mg $MgSO_4$, 250 mg Na_2HPO_4, 120 mg KCl, 1000 mg $Ca(NO_3)_2$ und Spuren von $FeCl_3$] und die jeweiligen Wirkstoffe. Die Erlenmeyerkolben wurden unter völligem Lichtabschluß im Dunkelhaus bei 23° C aufgestellt. Die Nährböden wurden bei 120° C $^1/_2$ Std im Autoklaven sterilisiert.

Es zeigte sich, daß es keinen Unterschied ausmacht, ob die Embryonen sofort oder erst nach 3 Tagen auf Zucker und Wirkstoff enthaltende Nährböden übertragen wurden. Nach 6 Tagen aber wurde, wie auch PURVIS bei *Secale* festgestellt hatte, trotz der dargebotenen Glukose das Wachstum eingestellt.

Ein Zusatz von 2% Glukose stellte sich als Optimum heraus, Konzentrationen über 5% wirkten sogar stark hemmend. Die Längenbestimmung wurde mit Millimeterpapier vorgenommen. Es wurde stets mit einer größeren Anzahl von Keimlingen gearbeitet und jeweils der mittlere Wert der Organlängen bestimmt. Die Abweichungen von diesem Mittelwert waren nicht sehr groß. Als Sproßlänge wird im folgenden die Länge von Mesokotyl + Koleoptile + längstem Blatt, gemessen vom Skutellum bis zur Blattspitze, bezeichnet.

2. Ergebnisse. Embryonen, nur auf Agar gezogen, entwickelten sich zu kümmerlichen Exemplaren. Die normalen 3 Primärwurzeln wurden in allen Fällen entwickelt; die Sprosse erreichten eine Durchschnittslänge von 3—4 cm. Manchmal fand nach 8 Tagen der Durchbruch eines schmalen Primärblattes statt, das aber nie mehr als 2 cm über die Koleoptile hinausragte. Das Wachstum hielt ungefähr 12 Tage an.

Diese Hungerexemplare wiesen gegenüber intakten Pflanzen auffällige histologische Unterschiede besonders im Vegetationspunkt auf. Dieser liegt bei *Avena* direkt oberhalb des Mesokotyls. Die Objekte

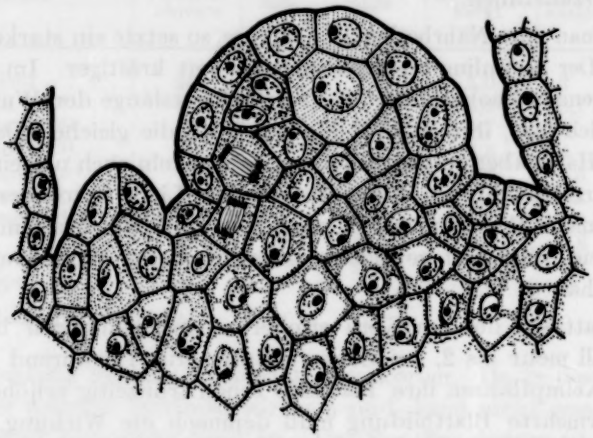

Abb. 1. *Avena sativa*. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer normalen Keimpflanze.

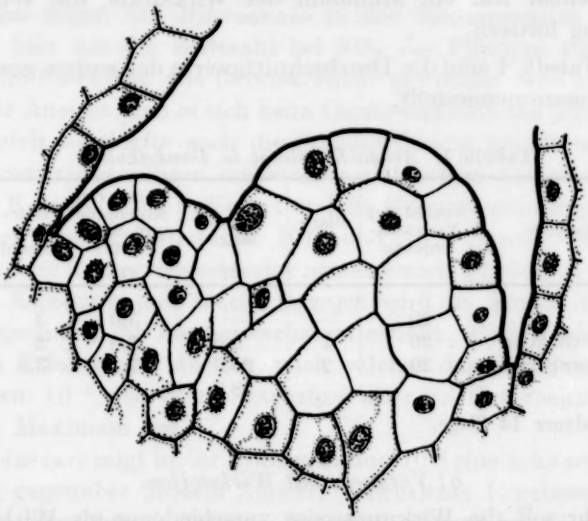

Abb. 2. *Avena sativa*. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer isolierten hungernden Keimpflanze.

wurden mit Bouin-Allen fixiert und die Mikrotomschnitte später mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Abb. 1 zeigt den Vegetationspunkt einer normalen Pflanze mit seinem typisch embryonalen Gewebe. Die Zellen sind dicht mit Protoplasma erfüllt, die Kerne sind verhältnismäßig groß. Es lassen sich verschiedene mitotische Teilungsstadien erkennen. Bei Hungerexemplaren (Abb. 2) ist das Meristem des Vegetationspunktes

völlig in Dauergewebe übergegangen. Das Protoplasma scheint vom Keimling selbst aufgebraucht zu sein. Die Kerne erscheinen kleiner und speichern in viel stärkerem Maße den Farbstoff. Mitosen sind nirgends wahrzunehmen.

Fügte man zum Nährboden 2% Glukose, so setzte ein starkes Wachstum ein. Der Keimling erschien sogleich weit kräftiger. Im einzelnen wurde folgendes beobachtet: Die Durchschnittslänge der Wurzeln verdoppelte sich fast, ihre Anzahl dagegen blieb die gleiche. Da intakter etiolierter Hafer aber bei der Keimung im Dunkeln auch nur eine Durchschnittswurzelanzahl von 3,8 aufweist, am Licht gezogener dagegen bald weit mehr Wurzeln besitzt, muß von den grünen assimilierenden Sprossen ein Wirkstoff gebildet werden, der eine Wurzelvermehrung zur Folge hat.

Die Blattzahl der am Korn etiolierten *Avena*-Pflanzen beträgt in keinem Fall mehr als 2, bei Zuckerpflanzen nur 1, während am Licht gezogene Keimpflanzen ihre Blattzahl schon frühzeitig erhöhen. Auch für die vermehrte Blattbildung muß demnach die Wirkung eines bei seiner Synthese lichtabhängigen Stoffes vonnöten sein. Das Korn selbst enthält offenbar nur ein Minimum der Wirkstoffe, die Wurzel- und Blattbildung fördern.

In der Tabelle 1 sind die Durchschnittswerte der soeben geschilderten Versuche zusammengestellt.

Tabelle 1. *Avena-Keimlinge in Dunkelkultur.*

Nahrungsquelle	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Länge von Koleoptile und Mesokotyl cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Salze	20	—	—	3,0	3	3,1
Salze + 2% Glukose .	20	1	9,0	5,0	3	5,4
Intaktes Endosperm .	20	2	25,7 18,0	7,1	3,8	9,6

Versuchsdauer 14 Tage.

b) Versuche mit Wirkstoffen.

Nunmehr soll die Wirkungsweise verschiedener als Wirkstoffe bekannter Substanzen auf isolierte *Avena*-Embryonen geschildert werden. Die Technik blieb dieselbe wie vordem. Die Wirkstoffe wurden dem Agarnährboden vor der Sterilisation zugesetzt. Die Messung erfolgte nach 3 Wochen; nach dieser Zeit war das Wachstum zum Stillstand gekommen.

Aus den Daten der Tabelle 2 läßt sich folgendes entnehmen: Die Blattzahl erreichte bei Zusatz von *Bierwürze* stets die Anzahl 2, wie

Tabelle 2. *Isolierte Avena-Keimlinge in Dunkelkultur bei Zusatz verschiedener Wirkstoffe (g/cm³).*

Wirkstoff	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Länge von Koleoptile und Mesokotyl cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Glukose allein	20	1	9,0	5,0	3	5,4
Heteroauxin 10^{-6} . .	10	1,5	20,0	6,9	3,1	3,0
Heteroauxin 10^{-11} . .	9	1	11,5	4,7	4	9,2
Heteroauxin 10^{-12} . .	9	1	12,0	4,5	4	8,1
Ascorbinsäure 10^{-5} .	8	1,1	12,5	4,6	3,5	8,9
Ascorbinsäure 10^{-3} .	8	1	9,2	4,4	3,4	3,5
Nikotinsäureamid 10^{-6}	10	1	10,7	4,1	3,8	5,6
Vitamin B_1	10	1,25	15,5	5,3	3,8	15,9
Bierwürze	20	2	21,7	5,8	3,7	5,5
Cumarin 10^{-3}	10	—	—	2,2	3	3,1

Versuchsdauer 3 Wochen.

bei Verwendung intakter etiolierter Haferkörner. Da in der Bierwürze aber sicher mehrere Faktoren wirksam sind, kann nicht gesagt werden, welcher Stoff hier maßgebend ist. Das Sproßwachstum ist gegenüber wirkstofffreien Kulturen auf mehr als das Doppelte gefördert. Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Heteroauxin* in der Konzentration 10^{-6} g/cm³ vor, auch hier war die Blattzahl bei 50% der Pflanzen auf 2 erhöht. Da nun die Bierwürze aus Gerstekörnern gewonnen wird — HATCHER vertritt die Ansicht, daß es sich beim Gerstewirkstoff um β-Indolylessigsäure handelt —, dürfte auch die Sproßförderung bei Bierwürzezusatz vom Heteroauxin herrühren, um so mehr, als auch in übereinstimmender Weise die Koleoptillänge gefördert und die Gesamtwurzellänge gehemmt ist. In der Konzentration von 10^{-11} und 10^{-12} bewirkt Heteroauxin gegenüber dem Zuckerversuch keine nennenswerte Förderung des Wachstums von Koleoptile und Blatt. Dagegen wird die Anzahl der Wurzeln (4) und besonders ihr Längenwachstum erhöht. Dies stimmt mit den bisherigen Erfahrungen überein, nach welchen das Sproßwachstum bei Heteroauxin 10^{-6}, das Wurzelwachstum aber bei Heteroauxin 10^{-11} bis 10^{-12} sein Maximum hat.

Ascorbinsäure zeigt in der Konzentration 10^{-5} eine schwache Gesamtförderung gegenüber bloßem Zucker. VIRTANENS Ergebnisse besagen, wie früher ausgeführt, daß jüngste Erbsenkeimlinge noch nicht imstande sind, Vitamin C aufzubauen, es aber zum Wachstum unbedingt benötigen. Dagegen sind nach dem gleichen Autor *Triticum*-Keimlinge bei Lichteinwirkung schon frühzeitig in der Lage, Ascorbinsäure zu synthetisieren. Dieser Faktor fällt aber in unserem Falle fort, da die *Avena*-Embryonen dauernd im Dunkeln gehalten wurden. Bei einer Ascorbinsäurekonzentration von 10^{-3} fehlt jeder Einfluß auf das Sproßsystem. Die Wurzellänge ist auffällig gering. Auch hier herrscht Übereinstimmung mit

anderen Befunden, nach denen Vitamin C in der Konzentration 10^{-5} fördernd, in 10^{-3} bereits schädigend wirkt (v. GUTTENBERG und BEYTHIEN 1951).

Eine besonders geringe Koleoptillänge bewirkt der Zusatz von *Nikotinsäureamid* 10^{-6}, die Wurzelzahl ist etwas vermehrt, sonst treten aber keine wesentlichen Unterschiede gegenüber Zucker auf.

Recht interessante Ergebnisse zeigt die Wirkung von *Vitamin* B_1 (10^{-6}). Die Wurzellänge ist enorm gefördert, die Anzahl ist der des Versuches mit Heteroauxin 10^{-11} etwa gleichzusetzen. Dieses vergrößerte Wurzelsystem, das in der Lage ist, einen größeren Betrag an Wirkstoffen und Nährstoffen aufzunehmen, ist sicher an der gleichzeitig vergrößerten Sproßlänge mitbeteiligt.

In jeder Weise hemmend wirkt *Cumarin*. Es wurde in der bei früheren Keimungsversuchen maximal hemmenden Konzentration 10^{-3} angewendet. Die Kolben waren ohne Ausnahme infektionsfrei, da jegliches Wachstum von Bakterien und Pilzen gehemmt wurde.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die stärkste Förderung des Sproßwachstums durch Heteroauxin 10^{-6} und Bierwürze bewirkt wird, eine abnehmend geringere durch Vitamin B_1, Ascorbinsäure 10^{-5} und schwächere Heteroauxinkonzentrationen. Das Wurzelwachstum wird besonders durch Vitamin B_1, schwächer durch Heteroauxin 10^{-11} und Ascorbinsäure 10^{-5} angeregt. Die Blattzahl ist am höchsten bei Zusatz von Bierwürze und Heteroauxin 10^{-6}, die Wurzelzahl bei Zusatz von Heteroauxin 10^{-11} und 10^{-12}; es folgen Vitamin B_1 und Nikotinsäureamid. Bierwürze scheint demnach durch den Gehalt an Heteroauxin und Vitamin B_1 zu wirken.

c) Versuche mit Samenextrakten.

Der teils hemmende, teils fördernde Einfluß der verwendeten Wirkstoffe und ihre verschiedene Wirkung auf Sproß, Wurzel und Koleoptile weisen darauf hin, ein wie kompliziertes und zum Teil antagonistisches System diese Substanzen in der Pflanze selbst darstellen. Da damit gerechnet werden muß, daß in dieser noch weitere Wirkstoffe auftreten und diese bei den einzelnen Arten quantitativ und qualitativ verschieden sein können, gingen wir dazu über, Haferembryonen der Einwirkung von Samenextrakten auszusetzen. Je nach der Konzentration und dem Überwiegen von Wuchs- und Hemmstoffen muß die Wirkung der Extrakte auf Embryonen sehr verschieden ausfallen. Auch ist ja nicht gesagt, daß eine Substanz, die einer Art oder Familie als wachstumsregulierender Stoff gilt, bei *Avena* dieselbe Aufgabe erfüllen kann.

Zunächst wurden Gramineenfrüchte einer Extraktion unterzogen und dieser Extrakt dem Nähragar zugesetzt. Als Extraktionsmittel dienten hier, wie auch bei allen weiteren Versuchen, absoluter Alkohol

und Narkoseäther. Die Körner wurden zermahlen und dann entweder einer 24stündigen Einwirkung von Äther ausgesetzt oder 2 Std mit Alkohol am Rückflußkühler gekocht. Vielfach arbeiteten wir auch mit kombinierten Alkohol- und Ätherextrakten. Zuerst wurde mit Äther extrahiert und die restliche Substanz dann anschließend mit Alkohol durch 2stündiges Kochen am Rückflußkühler ausgezogen. Weiter mußte das Optimum der Extraktkonzentration erprobt werden, da auch Wuchsstoffe in zu konzentrierter Form eine Hemmung verursachen können. Am vorteilhaftesten schien es, den Endospermextrakt eines Kornes

Tabelle 3. *Isolierte Avena-Keimlinge in Dunkelkultur.*

Körnerauszüge je Kolben	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Länge von Koleoptile und Mesokotyl cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
10	10	1	12,9	4,9	3,6	8,2
3	5	1	8,6	4,2	3,0	5,8
50	5	1	8,6	4,3	3,0	4,1

Versuchsdauer 3 Wochen. Zusatz: Gerstenextrakt. Extraktionsmittel: Äther + Alkohol.

einem Embryo zur Verfügung zu stellen. Diese Menge sollte also im Aufnahmebereich der Wurzeln enthalten sein. Daher wurde die das spätere Wurzelsystem einschließende Agarmenge im Verhältnis zum Gesamtnährboden berechnet. Bei dieser theoretischen Bestimmung ergab sich eine Konzentration von 10 Kornextrakten je Kolben. Ein Versuch bestätigte die Richtigkeit dieser Berechnung. Es wurden Extrakte aus je 3, 10 oder 50 Gerstenkörnern im Substrat geboten. Die Ergebnisse von Versuchen, in welchen kombinierte Gerstenkornextrakte geboten wurden, zeigt Tabelle 3.

Sproß- und Wurzelwachstum liegen danach bei Verwendung eines Extraktes von 10 Körnern je Kolben am günstigsten. Die Sproßlänge erreicht in den beiden anderen Fällen nur die Werte der Kontrolle ohne Wirkstoffe (Tabelle 1), demnach kann man bei 3 Körnern je Kolben überhaupt nicht von einem Einfluß sprechen, bei 50 Körnern je Kolben scheint die zu hohe Konzentration sich hemmend auszuwirken, wie besonders aus der geringeren Gesamtwurzellänge zu ersehen ist.

Alleinige Alkoholextraktion ergab bei allen Versuchen eine geringere Förderung als bloße Ätherextraktion. Sowohl die Sproß- als auch besonders die Wurzellänge sind bei der ersten Behandlung geringer. Da in der Kombination Alkohol + Äther dieselben Werte wie bei Äther auftreten, muß dieser einen im Endosperm enthaltenen, das Wachstum

förderndén Stoff bevorzugt zu lösen vermögen[1]. Das geringere Wachstum im Alkoholextrakt kann nicht durch einen Hemmstoff bewirkt sein, da sich ein solcher auch bei den kombinierten Extrakten bemerkbar machen müßte. Sehr eindeutig läßt sich die Wirkung der verschiedenen Extraktionsmethoden bei *Hordeum* und *Avena* erkennen (vgl. Tabelle 4 und 5). Sie wird später noch einmal bei *Helianthus*-Extrakten ersichtlich werden.

Tabelle 4. *Isolierte Avena-Keimlinge in Dunkelkultur.*

Extraktionsmittel	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Länge von Koleoptile und Mesokotyl cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Alkohol	8	1	11,7	4,5	4,4	5,5
Äther	8	1	13,6	4,7	4	8,1
Alkohol + Äther .	8	1	12,9	4,9	3,6	8,2

Versuchsdauer 3 Wochen. Zusatz: Gerstenextrakt.

Die Tabelle 5 zeigt, welchen Einfluß Alkohol und Ätherextrakte von Haferkörnern, also des eigenen Endosperms, ausüben; auch hier scheint der Äther eine für das Wachstum wichtige Substanz bevorzugt zu lösen. Für das geförderte Sproßwachstum kann man entweder eine direkte Wirkung annehmen, oder es kann, wie bei Vitamin B_1-Zusatz, die Sproßverlängerung beim Ätherextrakt dem vergrößerten Wurzelsystem zuzuschreiben sein. Aus der Koleoptilenlänge in Tabelle 4 läßt sich ersehen, daß die Einwirkung von Gerstenextrakt auf dieses Organ eine geringere ist.

Tabelle 5.

Extraktionsmittel	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Länge von Koleoptile und Mesokotyl cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Alkohol	10	1	9,9	5,4	4,1	6,7
Äther	10	1	14,1	5,2	4	10,8

Zusatz: *Avena*-Extrakt (sonst wie Tabelle 4).

Im folgenden soll die Wirkung von Alkoholextrakten verschiedener Gramineenfrüchte gegenübergestellt werden und im Vergleich hierzu das Wachstumsergebnis eines am Korn verbliebenen Haferkeimlings, der etioliert gezogen wurde. Nach 14 Tagen erlosch sein Wachstum, das Endosperm war völlig aufgebraucht.

[1] Noch nicht veröffentlichte Untersuchungen unseres Institutes zeigten, daß Äther bevorzugt Indolylessigsäure, Alkohol einen zweiten säure- und erbsenenzymfesten Wuchsstoff (Auxin ?) extrahiert.

Tabelle 6. *Isolierte Haferkeimlinge in Dunkelkultur.*

Extraktionsobjekt	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Länge von Koleoptile und Mesokotyl cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Hafer	10	1	9,9	5,4	4,4	6,7
Gerste	10	1	11,7	4,5	4,1	5,5
Weizen	8	1	10,9	4,6	3,7	4,6
Mais	8	1	11,1	5,4	4	7,2
Haferkeimling mit Korn	10	2	25,7	7,1	3,8	9,6

Versuchsdauer bei isolierten Embryonen 3 Wochen, bei Keimlingen mit Korn 14 Tage.

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, bieten die 4 Gramineenextrakte bei Extraktion mit Alkohol keine wesentlichen Unterschiede. Der Alkohol scheint, nach der Kontrolle zu urteilen, die im Endosperm vorhandenen Wirkstoffe nicht annähernd quantitativ herauszuziehen. Es ist wahrscheinlich, daß bei der Extraktion nur die eben vorhandene Menge *freier* Wirkstoffe gewonnen werden kann, während im Endosperm laufend gebundene Wirkstoffe befreit werden. Ein Vergleich mit Tabelle 4 zeigt, daß das auch für die Ätherextrakte gilt, und zwar besonders für die Sproßentwicklung. Ein Kohlehydrat- oder Salzmangel kann nicht vorliegen, da die Keimlinge ohne Endosperm ebensolange wie die Kontrolle wachsen. Ein Umsetzen in Kolben mit neuen Nährböden war wegen der Sterilitätsfrage nicht gut zu bewerkstelligen.

Als nächstes wurde die Wirkungsweise diverser Extrakte aus Samen verschiedener Familien erprobt. Extrakte von *Helianthus*-Samen, die von der Fruchtschale befreit wurden, ergaben bei verschiedenen Extraktionsmitteln die schon vorher für Gerste erwähnten Wurzellängenunterschiede.

Wieder ist die Wurzellänge bei Ätherauszügen aus den zerriebenen Samen gegenüber Alkoholextrakten gefördert. Die Anzahl der Wurzeln wurde in beiden Extraktionsmitteln auffällig gegenüber einfachen Wirkstoffzusätzen (Tabelle 2) vergrößert. War bei der Einwirkung von Heteroauxin 10^{-11} und 10^{-12} eine Durchschnittsanzahl der Wurzeln von 4 zu

Tabelle 7.

Extraktionsmittel	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Blattlänge cm	Koleoptillänge cm	Mesokotyllänge cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Alkohol	8	1	11,4	5,4	2,4	5	7,0
Äther	10	1,3	15,1	5,3	2,8	5,2	8,6
Alkohol + Äther	10	1	12,6	5,6	2,9	4,5	8,6

Zusatz: *Helianthus*-Extrakt (sonst wie Tabelle 4).

verzeichnen, die auch bei den Gramineenextrakten meistens erreicht wurde, so lieferte der Ätherextrakt von *Helianthus* einen 5 noch übersteigenden Wert. Diesem zufolge scheint der Samen einen die Wurzelanlagen fördernden Stoff zu enthalten, den *Avena* selbst nur am Licht bildet, da etiolierte *Avena*-Pflanzen nur 3—4 Wurzeln besitzen, am Licht gezogene dagegen 6—7.

Die Sproßlänge war wie bei *Hordeum* bei Ätherextrahierung am größten, ja es traten sogar manchmal 2 Blätter auf. Die Koleoptillänge übertraf die mancher Gramineenextrakte und näherte sich den Werten von Bierwürze und Vitamin B_1. An einen fördernden Heteroauxineinfluß ist wegen des sehr starken Wurzelwachstums kaum zu denken, wahrscheinlich enthält der *Helianthus*-Extrakt reichlich Vitamin B_1.

Ein interessanter Unterschied ist in der Mesokotyllänge zu verzeichnen. Diese betrug bei Gramineenextrakten durchschnittlich 1,5 cm, im Höchstfalle 2 cm. Bei *Helianthus*-Extrakt konnte eine Länge des Mesokotyls von nahezu 3 cm festgestellt werden.

Bei *Helianthus* schien ein Extrakt von 5 Samen je Kolben günstig zu sein. Hieraus läßt sich schließen, daß der Samen viel mehr Wirkstoffe als eine Gramineenfrucht enthält. Das erklärt sich wohl daraus, daß der zu versorgende Keimling größer und kräftiger als ein Graskeimling ist. Insgesamt ist zu sagen, daß *Helianthus*-Extrakt eine ausgesprochen günstige Wirkung ausübt.

Sehr schwer zu durchschauen sind die Versuchsergebnisse bei Verwendung von Extrakten aus *Isatis canescens*, *Rheum Collinianum*, *Allium sativum*, *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* und *Cucurbita Pepo*. Die Samen aus diesen differenten Pflanzenfamilien zeigen untereinander und bei Äther- und Wasserextraktion sehr verschiedene, ja teilweise entgegengesetzte Wirkungen (Tabellen 8 und 9).

Die folgenden Wasserextrakte waren infolge des Stärkegehaltes recht schwierig herzustellen. Ein Erhitzen war wegen der dabei erfolgenden Quellung der Stärke unmöglich. So wurde 2 Std bei Zimmer-

Tabelle 8. *Avena-Keimlinge in Dunkelkultur.*

Extraktionsobjekt	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Koleoptillänge cm	Mesokotyllänge cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Isatis	8	1	13,3	5,3	2,6	3,1	13,0
Rheum	8	1,1	12,1	4,2	1,2	3,9	8,7
Allium	8	1,1	12,2	5,0	2,2	3,1	7,9
Pisum	10	1	14,5	4,4	1,6	3,2	5,1
Phaseolus . . .	8	1	7,2	3,8	1,1	3,7	6,6
Cucurbita . . .	10	1	5,3	3,6	1,1	3,1	4,2
Helianthus . . .	10	1,3	15,1	5,3	2,8	5,2	8,6

Versuchsdauer 3 Wochen. Zusatz: Ätherextrakte aus verschiedenen Samen.

Tabelle 9.

Extraktionsobjekt	Anzahl der Versuchsobjekte	Blattzahl	Sproßlänge cm	Koleoptillänge cm	Mesokotyllänge cm	Wurzelanzahl	Wurzellänge cm
Isatis	8	1	12,4	5,4	2,3	3,9	6,9
Rheum	9	1	14,2	5,7	2,4	3,9	8,9
Allium	8	1	12,7	4,7	2,1	3,4	8,5
Pisum	10	1	7,7	4,4	1,6	3,2	5,1
Phaseolus . . .	9	1	5,7	4,1	2,0	3,0	5,3
Cucurbita . . .	9	1	8,6	3,2	1,5	4,3	9,3

Zusatz: Wasserextrakte (sonst wie in Tabelle 8).

temperatur extrahiert. Bei der Filtration war der Extrakt leider nicht völlig stärkefrei zu bekommen, selbst bei Filtration durch Tierkohle nicht.

Betrachten wir zunächst die Wurzel. Der Ätherextrakt von *Isatis* bewirkt eine derart starke Förderung der Wurzellänge, daß sie fast der von Vitamin B_1 gleichkommt, andererseits fördert der Wasserextrakt die Wurzellänge nur mäßig; bei *Cucurbita* dagegen wirkt der Ätherextrakt ausgesprochen hemmend auf das Wurzelsystem, im Wasserextrakt ist eine Förderung zu verzeichnen. Bei *Rheum* und *Allium* wiederum erscheint die Wurzellänge bei beiderlei Extraktionsmethoden stark gefördert. In Leguminosenextrakten ist die Wurzellänge gering. Was die Anzahl der Wurzeln betrifft, so beträgt sie in den Wasserextrakten häufig, bei *Isatis*- und *Rheum*-Zusatz fast immer 4. Im Ätherextrakt finden sich meist die normalen 3 Wurzeln, nur *Rheum*- und *Phaseolus*-Extrakte erhöhen die Zahl oft auf 4.

Die Gesamtsproßlänge, insbesondere also die Blattlänge, übertrifft in wenigen Fällen die, die bei Gramineenextrakten auftritt. Bei *Isatis* läßt sich wohl wieder infolge des üppigeren Wurzelsystems bei Ätherextrahierung eine Verlängerung wahrnehmen; bei *Rheum* und besonders deutlich bei *Cucurbita* verursacht der Wasserextrakt eine Längenzunahme gegenüber dem Ätherextrakt, während bei *Allium* bei beiderlei Methoden keine Unterschiede zu verzeichnen sind. Ursache dieser Gegensätze können sowohl different lösliche Wirkstoffe als auch der Einfluß der jeweiligen Wurzellänge sein. Bei den beiden Leguminosenarten trat ein merkwürdiger Unterschied auf. Während, wie zu erwarten war, der Wasserextrakt in beiden Fällen, bei Bohnen besonders stark, eine Hemmung hervorrief, löste der Ätherextrakt von Erbsen ein recht gutes Blattwachstum aus, wogegen im Bohnenextrakt die *Avena*-Keimlinge nicht gedeihen wollten. Die stärkste zu verzeichnende Hemmung des Blattwachstums läßt der Ätherextrakt von *Cucurbita* erkennen. Auch hier wurden 10 Samen je Kolben genommen. Der Extrakt hinterließ noch nach 14 Tagen im Kolben einen eigenartigen Geruch, der möglicher-

weise von einem Hemmstoff herrührt. Andererseits wuchsen die *Avena*-Keimlinge im Wasserextrakt von *Allium*, der nach 3 Wochen im Kolben noch sehr stark nach Allylsenföl roch, verhältnismäßig gut.

Die Koleoptillänge war in *Isatis*-Extrakten in beiderlei Kulturen verhältnismäßig groß; bei *Rheum* war sie im Ätherextrakt geringer als im Wasserextrakt, bei einem Bohnenätherextrakt ebenfalls ziemlich gering. Von einer ausgesprochenen Koleoptilhemmung kann man bei Anwendung von *Cucurbita*-Extrakten, besonders im Wasserextrakt, sprechen. Da selbst im Kontrollversuch ohne Wirkstoffe eine recht beträchtliche Länge der Koleoptile zu verzeichnen ist (Tabelle 1), muß bei *Cucurbita* ein das Koleoptilwachstum hemmender Faktor vorhanden sein.

Das Mesokotyl, bei Einfluß von *Isatis*-Extrakt recht ansehnlich, wenn auch nicht die Wirkung von *Helianthus*-Extrakt ganz erreichend, weist bei sonst ziemlicher Übereinstimmung beider Extraktwirkungen, bei *Rheum* und *Phaseolus*, einen Gegensatz auf. Der Zusatz von *Rheum*-Wasserextrakt verdoppelt die Mesokotyllänge gegenüber dem Ätherextrakt; bei den entsprechenden Bohnenextrakten liegen diese Verhältnisse genau umgekehrt.

Die Deutung dieser Ergebnisse ist schwierig. Denn es ist nicht nur daran zu denken, daß stets Kombinationseffekte von Wuchs- und Hemmstoffen vorliegen, sondern auch, daß die erstgenannten, besonders das Heteroauxin, je nach ihrer Konzentration fördernd oder hemmend einwirken können. Dazu kommt, daß ein gefördertes Wurzelsystem schon bei der Aufnahme der Nährstoffe günstigere Verhältnisse für den Sproß schafft. Auch mag die Anzahl der verwendeten Samen nicht in allen Fällen die optimale gewesen sein. Ferner hatten wir in Anbetracht der sehr großen Anzahl von Kulturen keine Abstufungen in p_H-Werte vorgenommen. Bekanntlich ist dieses aber bei Extrakten von großer Bedeutung. So konnten MOEWUS (1949) sowie KUHN und JERCHEL (1943), ferner AKKERMAN und VELDSTRA (1947) verschiedene Hemmstoffe mit Äther aus einem sauren, nicht aber aus einem neutralen Milieu extrahieren.

Die Werte für Sproß und Wurzel ähneln bei Wasserextrakten von *Isatis*, *Rheum* und *Allium* denen, die sich bei Zusatz von Heteroauxin 10^{-11}—10^{-12} ergeben hatten; nur die Länge von Mesokotyl + Koleoptile ist größer, sie erreicht bis zu 8 cm gegenüber 4—5 cm, und da auch die Sproßlänge etwas vergrößert ist, so dürfte neben sehr geringen Heteroauxinmengen auch Vitamin B_1 in den Extrakten vorliegen. Die noch höheren Werte im *Isatis*-Ätherextrakt wird man wohl auch auf dieses Vitamin zurückführen dürfen. Die geringere Wurzellänge im Wasserextrakt dieses Samens deutet vielleicht auf das Vorhandensein eines Hemmstoffes hin. Um Heteroauxin kann es sich nicht handeln, da sich dieses bevorzugt in Äther löst. Bei *Cucurbita* scheint ein besonderer

ätherlöslicher Hemmstoff vorzuliegen, doch erscheinen auch im Wasserextrakt Hemmeffekte, die besonders Mesokotyl und Koleoptile betreffen; die Wurzel dagegen wird hier offenbar durch einen fördernden Stoff günstig beeinflußt. Auch die Keimlinge in Leguminosensamenextrakten erscheinen relativ gehemmt, bei *Phaseolus* in beiderlei Extrakten ziemlich gleichmäßig, bei *Pisum* mit der Ausnahme, daß der Ätherextrakt das Blattwachstum sehr stark fördert, was wieder für die Anwesenheit von Vitamin B_1 spricht. Heteroauxineinfluß schaltet wegen der sehr geringen Größe von Mesokotyl und Koleoptile aus. Die Anwesenheit reichlicher Hemmstoffmengen in Leguminosensamen stellten schon v. Guttenberg und Lehle-Joerges fest. Diese zeigten, daß sich bei Extrakten aus solchen Samen Wuchs- und Hemmstoffe im *Avena*-Test kompensieren. Bei *Helianthus* schließlich wirkt besonders der Ätherextrakt sehr günstig. Auch hier wird man auf das Vorhandensein von Vitamin B_1 schließen wollen, gegen sproßförderndes Heteroauxin spricht die beträchtliche Wurzellänge.

d) Die weitere Entwicklung der Embryonen.

Die Versuche, in denen Haferembryonen durch Samenextrakte zur Entwicklung angeregt wurden, hatten ergeben, daß zwar wechselnde quantitative Erfolge zu erzielen sind, indem das eine oder andere Organ gefördert oder gehemmt wird, qualitative (formative) Änderungen wurden aber niemals beobachtet. Nunmehr sollte noch untersucht werden, wie sich die beeinflußten Pflanzen in ihrer späteren Entwicklung verhalten, ob eine Nachwirkung der Jugendbehandlung zu beobachten ist, und ob diese wieder nur quantitativer oder vielleicht auch qualitativer Natur ist. Die erste Aufzucht der Embryonen erfolgte wie in den früheren Versuchen. Nach 3tägiger Thermostatenkultur (dunkel, 26°) erfolgte die Übertragung in Erlenmeyerkolben, die einen Nähragar samt den Samenextrakten enthielten. Zur Verwendung kamen Ätherextrakte von *Isatis*, *Phaseolus*, *Cucurbita*, *Helianthus* und *Avena*; auch wurde eine Serie mit Indolylessigsäure 10^{-6} g/cm³ angesetzt. Als Kontrolle wurden Haferpflanzen verwendet, die sich normal, d. h. aus einem am Korn gelassenen Keimling entwickelten. Die Kolben mit den Versuchspflanzen befanden sich 7 Tage (5.5.—12.5.) lang im Dunkelkulturhaus. Am 12.5. wurden die Pflanzen in Gartenerde in Blumentöpfe übertragen und am Licht in ein Mistbeet gestellt. Auf Schutz gegen Kälte und zu starke Sonnenbestrahlung wurde sorgsam geachtet. Es waren 25—30 Pflanzen jeder Versuchsserie eingetopft worden. Am 31.5. betrug der Prozentsatz der herangewachsenen und weiter verwendbaren Pflanzen: 1. Kontrolle 76%; 2. Heteroauxin 66%; 3. *Phaseolus*-Extrakt 66%; 4. *Isatis*-Extrakt 50%; 5. *Avena*-Extrakt 42%; 6. *Cucurbita*-Extrakt 71%; 7. *Helianthus*-Extrakt 48%.

Der Entwicklungszustand der Pflanzen entsprach beim Eintopfen dem früher (Tabelle 8) geschilderten. Die mit Heteroauxin versehenen Pflanzen besaßen ungefähr dieselbe Blattlänge wie die Pflanzen mit Korn, *Phaseolus*- und *Isatis*-Extrakte ergaben eine geringere Blattlänge, weitaus kleiner war diese bei Zusatz von *Cucurbita*- und *Helianthus*-Extrakt. *Avena*-Extrakt hatte auf dem Agarnährboden das stärkste Wachstum bewirkt, was nochmals beweist, daß die eigene Wirkstoffzusammen-

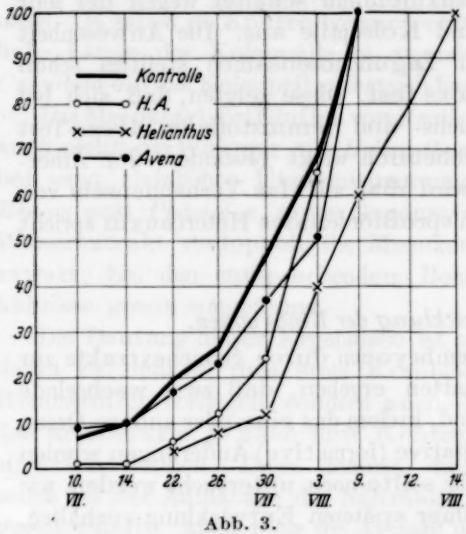

Abb. 3.

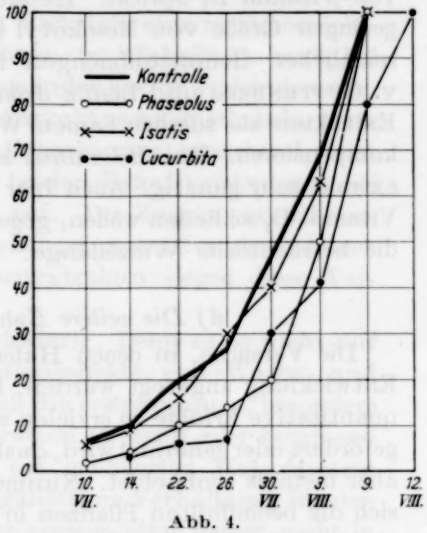

Abb. 4.

Abb. 3 u. 4. Hafer-Blütenstandsentwicklung. Aufzucht: 5. 5.—12. 5. 50 im Dunkeln mit Extraktversorgung, 12. 5.—2. 6 eingetopft, 2. 6. ausgepflanzt, beides am Licht. Ordinate: Prozente der Blütenstände, Abszisse: Zeit.

setzung für die Entwicklung des Embryos die vorteilhafteste ist. Doch waren die Pflanzen weich und hinfällig, was beim Auspflanzen dazu führte, daß sie vielfach umknickten und eingingen. Die mit *Helianthus*-Extrakt behandelten Pflanzen wuchsen zwar zunächst gut an, gingen aber später teilweise zugrunde.

Am 2. 6. wurden alle Pflanzen im Botanischen Garten in das Freiland übertragen, und zwar wurden sie in einem mit gleichartiger Gartenerde versehenen, gleichmäßig beleuchteten und befeuchteten Beet ausgepflanzt. Später wurde die Anzahl der blühenden Pflanzen täglich notiert. Als Anfangsstadium (in den Kurvendarstellungen als „blühende Pflanzen" bezeichnet) wurde der Tag gewählt, indem sich die Rispe gerade aus der Blattumhüllung zu schieben begann. Die Ergebnisse sind in Kurvenform in den Abb. 3 und 4 wiedergegeben, und zwar werden dort die Prozente der jeweils blühenden Pflanzen jeder Serie angeführt. Aus den Kurven geht zunächst hervor, daß schließlich alle

Pflanzen zur Blüte kamen. Das Kurvenbild (Abb. 3) zeigt den ungefähr parallelen Verlauf der Kurven von Kontroll- und der *Avena*-Extraktpflanzen. Heteroauxin-Zusatz bewirkt zunächst ein langsameres Einsetzen der Blütenstandsbildungen, dann aber steigt die Kurve plötzlich an. Erst 12 Tage später erschienen die ersten Blütenstände bei den mit Kürbisextrakt behandelten Pflanzen. Abb. 4 zeigt, daß der Bohnenextrakt zunächst eine langsame Blütenstandsentwicklung bewirkt, während die Einwirkung von *Isatis*-Extrakt ungefähr der Kontrolle entspricht. *Helianthus*-Extrakt hat ähnlich dem aus Kürbissamen eine anfängliche Hemmung der Blütenstandsbildung zur Folge. Die ersten Rispen zeigten sich 4 Tage später als bei der Kontrolle.

Die Gesamtentwicklung (Bestockung) der Pflanzen verschiedener Vorbehandlung wird deutlich, wenn man die durchschnittliche Zahl von Blütenständen jeder Versuchsserie am Ende des Versuches betrachtet. Die Kontrollpflanzen besaßen schließlich im Durchschnitt 5,6 Blütenstände, dem kommt *Avena*-Extraktserie mit 5,0 am nächsten (Tabelle 10); es folgen die Heteroauxin-Pflanzen und dann, mit beträchtlichem Abfall, die Extraktpflanzen, von denen die mit *Helianthus*-Extrakt behandelten die kleinste Zahl aufwiesen. Diese hatten ja auch die größte Verzögerung in der Blütenstandsanlage gezeigt.

Tabelle 10. *Blütenstandsentwicklung der Haferpflanzen am Versuchsende.*

Vorbehandlung der Versuchspflanzen vom 15. 5. bis 21. 5.	Zahl der Blütenstände (9. 8.)
Kontrolle	5,6
+ *Avena*-Extrakt	5,0
+ Heteroauxin	4,5
+ *Phaseolus*-Extrakt	3,8
+ *Isatis*-Extrakt	3,7
+ *Curcubita*-Extrakt	3,7
+ *Helianthus*-Extrakt	2,5

Aus den Versuchen geht klar hervor, daß die kurze Aufzucht der Embryonen in Samenextrakten bis zur Blütezeit nachwirkt, und zwar äußert sie sich schließlich stets im ungünstigen Sinne. *Isatis*-Extrakt hemmt zwar die Anlage der Blütenstände nicht, setzt aber deren Zahl herab, obwohl seine Wirkung auf den jungen Embryo eine besonders günstige ist. Allein gebotenes Heteroauxin wirkt nicht ertragssteigernd. Irgendwelche formative Änderungen waren makroskopisch an den Pflanzen nicht wahrnehmbar. Ihr völlig gleichartiges Aussehen läßt auch darauf schließen, daß Änderungen im Gewebebau kaum auftreten dürften. Ob die chemische Zusammensetzung der Versuchspflanzen

irgendwie differierte, wurde nicht untersucht, doch ist es anzunehmen, denn es müssen ja Änderungen im Stoffwechsel vorliegen, die die schlechtere Entwicklung der Pflanzen bewirken. Es ist somit zu vermuten, daß in den Fremdextrakten neben den bekannten Wirkstoffen sich noch weitere Substanzen befinden, die sich in der heranwachsenden Pflanze verteilen und hier ungünstig auswirken. An eine Schädigung durch überoptimale Hormonmengen kann nicht gedacht werden, da die künstlich zugeführten Mengen dazu viel zu gering sind. Eine Stoff- oder Fermentübertragung wurde von SCHMUK (1944) bei Versorgung von Weizenembryonen durch Roggenendosperme festgestellt. Die so herangezogenen Weizenpflanzen enthielten Trifruktosan, das sonst nur im Roggen vorkommt. Zusammenfassend kann man sagen, daß ein formativer Einfluß der Extrakte nicht vorliegt, vielmehr lediglich gewisse Schädigungen der Entwicklung zu beobachten sind.

IV. Gesamtergebnisse.

Überblickt man das Gesamtergebnis der Versuche, so läßt sich folgendes sagen: Der isolierte Haferembryo ist nur zu einer sehr geringen Entwicklung befähigt. Er bildet nur eine dünne und kurze (3 cm) Koleoptile und 3 Wurzeln aus. Das Primärblatt tritt nicht aus der Koleoptile hervor, die Gesamtwurzellänge erreicht ungefähr 3 cm. Bloßer Zuckerzusatz hat nur einen sehr schwach fördernden Einfluß. Das Primärblatt durchbricht die Koleoptile, die samt Mesokotyl 5 cm lang wird, die Wurzelanzahl erhöht sich nicht, die Wurzellänge nimmt etwas zu. Ursache der behinderten Entwicklung ist der Mangel an Wirkstoffen. Werden solche nämlich zugeführt, so tritt eine sehr deutliche Förderung ein. Als wichtig erwiesen sich Heteroauxin, Vitamin B_1, Nikotinsäureamid und Ascorbinsäure. Dabei ergibt sich, daß jeder dieser Stoffe, allein geboten, eine günstige Wirkung hat und daß das in der Bierwürze vorliegende Wirkstoffgemisch den Effekt auch nicht nennenswert fördern kann.

Samenextrakte können die Wirkung des Endosperms weitgehend, wenn auch nicht vollkommen, ersetzen. Die Ursache hierfür liegt so gut wie sicher darin, daß das Endosperm die notwendigen Wirkstoffe nach und nach mobilisiert und dem Keimling in einer physiologisch vorteilhafteren Dosierung zuführt, als dies im Experiment möglich ist. Haferkörnerextrakte fördern die Embryonen merkwürdigerweise nicht so gut als Extrakte aus anderen Früchten oder Samen. Von Gramineen wirkt vor allem Mais günstiger. Ferner können die Extrakte aus Samen ganz verschiedener Familien *(Cruciferae, Polygonaceae, Compositae, Liliaceae, Papilionaceae)* die Entwicklung anregen, darunter die Crucifere *Isatis* stärker als alle Gramineenextrakte. Leguminosen

und *Cucurbita* erhöhen die Zahl und Größe der Organe gegenüber Zuckerkulturen im allgemeinen nicht. Da manchmal gegenüber dieser Kultur sogar geringere Werte auftreten, wird man den Effekt nicht auf den Mangel fördernder, sondern auf das Vorhandensein von Hemmstoffen zurückführen wollen. Das gilt besonders für den Kürbis, bei dem sich ein ätherlöslicher Hemmstoff bemerkbar macht.

Das 2. Blatt, das der etiolierte Keimling am Korn stets bildet, erscheint regelmäßig bei Bierwürzezusatz und in 50% der Fälle bei Heteroauxin 10^{-6}, selten bei Vitamin B_1. Heteroauxin fördert auch die Koleoptil- und Mesokotyllänge besonders stark, etwas weniger wirkt in diesem Falle Vitamin B_1. Keimlinge mit Endosperm bilden oft 4 Wurzeln aus, derselbe Effekt wird besonders durch Heteroauxin 10^{-11} bis 10^{-12} erreicht, aber auch durch andere Wirkstoffe, unter den Extrakten besonders durch den Wasserauszug aus Kürbissamen und den Äther-Alkoholauszug aus *Helianthus*. Die Wurzellänge wird besonders durch Vitamin B_1 gefördert sowie durch *Isatis*-Extrakt. Die Nähr- und Wirkstoffe des Endosperms genügen nur für eine etwa 14tägige Entwicklung des Keimlings im Dunkeln. In den Fütterungsversuchen erlosch das Wachstum etwa zur gleichen Zeit.

Die gewählten Wirkstoffe hatten, insgesamt betrachtet, so günstige Erfolge, daß nicht anzunehmen ist, daß in den Samen noch weitere uns unbekannte und für die Entwicklung entscheidende Faktoren vorhanden sind. Andererseits läßt die Tatsache, daß im Experiment bei Dunkelkultur nie mehr zu erreichen ist, als das eigene Endosperm ermöglicht, den Schluß zu, daß die Pflanze nur in einem kurzen Jugendstadium auf äußere Zufuhr von Wirkstoffen anspricht. Zu weiterer Entwicklung benötigt sie offenbar die Herstellung von Wirkstoffen durch Synthese am Licht. Bei nachträglicher Freilandkultur ergibt sich, daß die anfängliche Förderung der Entwicklung durch einige Samenextrakte nicht anhält, ja sogar in das Gegenteil umschlagen kann. Besonders die vorher mit *Helianthus*- und *Cucurbita*-Extrakten behandelten Pflanzen zeigen eine Schädigung dadurch, daß die Blütenstandsentwicklung später einsetzt und die Anzahl der Blütenstände verringert wird. Irgendwelche formative Veränderungen der mit artfremden Extrakten behandelten Pflanzen konnten nicht beobachtet werden.

Literatur.

Akkerman, A. M., et H. Veldstra: Rec. Trav. chim. Pays-Bas. **66**, 6 (1947). — Avery, G. S., J. Berger and B. Shalucha: Amer. J. Bot. **28** (1941). — Avery, G. S., H. B. Creighton and B. Shalucha: Amer. J. Bot. **27** (1940). — Bonner, J.: (1) Sci. Monthly **47**, 439 (1938). — (2) Plant Physiol. **13**, 865 (1938). — Bonner, J., and G. Axtman: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **23**, 453 (1937). — Bonner, J.,

and D. Bonner: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **24**, 70 (1938). — Bonner, J., and Green: Bot. Gaz. **199** (1938). — Brown, R.: Ann. of Bot., N. s. **7**, 93 (1943a); **7**, 275 (1943b); **10**, 71 (1946). — Guttenberg, H. v., u. A. Beythien: Planta (Berl.) **40**, 36 (1951). — Guttenberg, H. v., u. E. Lehle-Joerges: Planta (Berl.) **35**, 281 (1947). — Haagen-Smit, A. J., W. D. Leech and W. R. Berger: Science (Lancaster, Pa.) **1941**. — Hatcher, E. S. J.: Ann. of Bot., N. s. **9**, 235 (1945). — Nature (Lond.) **151**, 278 (1943). — Hatcher, E. S. J., and F. G. Gregory: Nature (Lond.) **148** (1941). — Kögl, Fr., u. A. J. Haagen-Smit: Z. physiol. Chem. **243**, 209 (1936). — Meyer, F.: Inaug.-Diss. Frankfurt (Main) 1936. — Moewus, F.: Biol. Zbl. **68**, 58 (1949a). — Overbeek, I. van: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **23** (1937). — Pohl, R.: Planta (Berl.) **25** (1936). — Purvis, O. N.: Ann. of Bot., N. s. **8** (1944); **11** (1947); **12** (1948). — Saubert v. Hausen, S.: Physiol. Plant. **1** (1948). — Schmuk, A. A.: Ber. Akad. Wiss. USSR, N. s. **44** (1944). — Virtanen, A. J., u. S. Saubert-v. Hausen: Z. Pflanzenernährg **45** (90), 11 (1944). — Nature (Lond.) **163**, 483 (1949). — Suom. Kemistilethi **3/4**, 63 (1950). — Voss, H.: Planta (Berl.) **27** (1937); **30** (1939/40).

Prof. Dr. H. v. Guttenberg, Rostock, Doberaner Straße 143.

Planta, Bd. 41, S. 167—189 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.

ÜBER DEN EINFLUSS VON WIRKSTOFFEN AUF DIE PERMEABILITÄT DES PROTOPLASMAS.

III. und IV. Mitteilung.

Von

GERHARD MEINL und HERMANN v. GUTTENBERG.

(Eingegangen am 16. Mai 1952.)

III. DER EINFLUSS DES HETEROAUXINS AUF QUELLUNG, VISKOSITÄT UND WASSERPERMEABILITÄT VON GELATINE UND AGAR.

1. Einleitung.

In unserer II. Mitteilung, die sich mit dem Einfluß des p_H-Wertes und der Temperatur auf die durch Heteroauxin bedingten Veränderungen der Wasserpermeabilität (W.P.) pflanzlicher Protoplasten befaßt, kamen wir zu der Feststellung, daß der Grad der W.P. vom jeweiligen p_H-Wert abhängt. Gleichzeitig konnte aber gezeigt werden, daß Heteroauxin (H.A.) eine spezifische, mit der Konzentration wechselnde Wirkung auf die W.P. des Protoplasten von Zellen der Blattunterseite von *Rhoeo discolor* ausübt, die vom p_H-Wert weitestgehend unabhängig ist.

In Modellversuchen mit Gelatine fanden wir ferner, daß H.A. in Abhängigkeit von seiner Konzentration verschieden stark quellend auf diese Substanz wirkt. Das Quellungsminimum liegt bei derselben H.A.-Konzentration, die die W.P. der Protoplasten am stärksten herabsetzt (10^{-4} g/cm³), ein Maximum andererseits bei der Konzentration, die die W.P. am stärksten erhöht (10^{-7} g/cm³). Daraus zogen wir den Schluß, daß auch die durch H.A. bewirkten Veränderungen der W.P. der Protoplasten auf Quellungsänderungen beruhen.

Zur weiteren Klärung schien es uns aber notwendig, mit verbesserter Versuchstechnik und unter Berücksichtigung von Temperatur und p_H die Modellversuche umfassender zu gestalten. Weiterhin sollte, in Ergänzung der Arbeit von BLANK und DEUEL (1943), die Wirkung des H.A. auf Agar, einen Stoff aus der Gruppe der Kohlenhydrate, näher untersucht werden.

An beiden Modellen, von denen die Gelatine die Verhältnisse im Protoplasma weitgehend widerspiegelt (FERRY 1948), während Agar Substanz einer Zellmembran ist, sollten die durch H.A. verursachten Quellungs-, Viskositäts- und Permeabilitätsverhältnisse untersucht werden.

2. Versuchsergebnisse.

A. Gelatine.

Gelatine, ein Gerüsteiweiß, dessen chemischer Aufbau noch wenig aufgeklärt ist, besitzt nach BERGMANN und NIEMANN (1937) nachweislich die Aminosäurenreste Glycin, Prolin, Arginin, Alanin, Leucin und Lysin. Die wichtigen Komponenten Trypsin und Tryptophan sind nur in ganz geringen Mengen nachzuweisen.

Ihre mizellare Struktur ist auf röntgenspektrographischem Wege aufgeklärt worden. KATZ und GERNGROSS (1924) sowie ABITZ, GERNGROSS und HERRMANN (1930) schließen aus dem Röntgendiagramm auf eine kristallin-amorphe Mischstruktur des Gels. Man versteht darunter eine Verbindung der Polypeptidketten mittels ihrer Nebenvalenzen zu kristallinen Mischmizellen. Weitere Untersuchungen aus der letzten Zeit, deren Ergebnisse in einem Sammelreferat von FERRY (1948) zusammengefaßt sind, bringen weiteren Aufschluß. Danach gehört die Gelatine zu den Gelen, deren Polypeptidketten durch die sog. long-range-forces verknüpft werden. Diese Art der Verknüpfung macht es möglich, irreversible Hauptvalenzbindungen zu vermeiden und ein leichtes Lösen der Haftpunkte zu ermöglichen. Schon eine Temperaturerhöhung kann solche Vorgänge auslösen. Ergänzende Untersuchungen von HILLS, BAKER und WHITE (1942) lassen überraschende Ähnlichkeiten mit dem Plasma erkennen und berechtigen zu dem Schluß, daß Gelatine weitgehend die physikalisch-chemischen Verhältnisse im Plasma widerspiegelt, ganz im Gegensatz zu Fibrin.

a) Quellungsversuche. Die Werte der Quellungsintensität wurden auf zwei Wegen ermittelt. Im Vorversuch brachten wir aus reiner Blattgelatine herausgeschnittene Streifen von 4×1 cm trocken in Petrischalen, die 50 cm³ des Lösungsmittels enthielten. Die genaue Ausgangslänge ermittelten wir bei völlig glatter Oberfläche der Streifen. Zwischen- und Endwerte der Längsausdehnung wurden mit einem Stechzirkel bei Verbleib im Versuchsgefäß abgemessen. Dadurch konnte jede Beschädigung der gequollenen Streifen vermieden werden. Während aller Versuche schwankte die Temperatur nicht um mehr als $\pm$ 0,5° C. Die Zahlen in den angeführten Tabellen geben die Längenzunahme der Streifen in der Zeiteinheit an.

Genauere Werte lieferte die zweite Methode. Ihre Ergebnisse stimmen zwar mit denen der ersten im Prinzip überein, doch gaben wir ihr wegen der größeren Genauigkeit den Vorrang. Diesmal wurden aus den Gelatinefolien quadratische Stücke von 3×3 cm herausgeschnitten, ihr Trockengewicht bestimmt und die Plättchen in jeweils 50 cm³ Lösung zum Quellen gebracht. Nach 24 Std stellten wir das Gesamtgewicht fest, nachdem alles außen anhaftende Wasser mit Filterpapier entfernt worden war. In den Tabellen sind die Durchschnittswerte aus 5 Versuchsserien angegeben. Der mittlere Fehler betrug dabei $\pm$ 1%.

Zu Anfang unserer Versuche mußte, da Gelatine typische Ampholyteigenschaften aufweist, ihr isoelektrischer Punkt festgestellt werden. In diesem liegt ja bekanntlich bei Gelen ein Minimum der Quellung, bei Solen ein Minimum der Viskosität. Der I.E.P. hat bei allen Eiweißkörpern eine charakteristische Lage. Verunreinigungen durch Elektrolyte lassen sich daher leicht durch Verschiebungen des I.E.P. erkennen.

Für reine Gelatine ist die Lage des I.E.P. von LOEB (1924) bei p_H 4,7 bestimmt worden. Dies traf auch für die von uns verwendete Gelatine zu (Tabelle 1).

Die geringste Quellung zeigt sich erwartungsgemäß zwischen p_H 4,6 und 4,9. Nach beiden Seiten hin erfolgt eine deutliche Zunahme der Längenausdehnung. Steigert man nun die Konzentration der HCl noch

Tabelle 1. *Gelatine in verdünnter HCl.*
Ausgangslänge der Streifen 4 cm. Längenzunahme in Zentimetern.

HCl p_H	Temperatur			
	17°		22°	
	4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
2,5	0,4	0,5	0,9	1,2
3,8	0,6	0,7	1,0	2,0
4,6	0,4	0,4	0,5	0,6
4,9	0,4	0,5	0,4	0,6
5,4	0,5	0,6	0,7	1,1
5,8	0,8	1,0	0,8	1,5
6,0	1,0	1,3	1,0	1,8
Aqua dest.	0,8	1,2	1,1	1,9

mehr, so tritt schließlich eine antagonistische Wirkung der Cl-Ionen ein, die die Quellung wieder geringer werden läßt (Loeb 1924). Der Versuch zeigt weiter die starke Temperaturabhängigkeit des Quellungsvorganges. Die Aqua dest.-Kontrolle paßt sich mit ihrem p_H von 6,4 gut in den Kurvenverlauf ein.

Tabelle 2. *Gelatineplättchen in verdünnter HCl, Ausgangsgewicht 40 mg (lufttrocken) 24 Std bei 22° gequollen.* Endgewicht in Gramm.

HCl p_H . .	2,5	3,8	4,6	4,9	5,4	5,8	6,0	Aqua dest.
Gewicht . .	0,610	1,010	0,220	0,240	0,404	0,520	0,580	0,620

Im Prinzip völlig übereinstimmend mit dem Quellungsverlauf in der Tabelle 1 sind die Werte, die wir mittels der Gewichtsbestimmung der gequollenen Gelatineplättchen ermittelten (Tabelle 2).

Tabelle 3. *Gelatine in n/10 Dinatrium-Citratpuffer.*
Ausgangslänge der Streifen 4 cm. Längenzunahme in Zentimetern.

Puffer p_H	Temperatur			
	17°		22°	
	4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
1,5	1,0	1,1	1,2	1,2
2,3	1,1	1,2	1,3	1,6
3,7	1,0	1,3	0,9	1,5
4,1	0,4	0,7	0,7	0,8
4,7	0,2	0,3	0,6	0,7
5,1	0,3	0,5	1,0	1,3
6,0	0,8	1,2	1,2	1,5
7,0	1,1	1,4	1,4	1,8
Aqua dest.			1,2	1,6
Leitungswasser			1,3	1,9

Im Anschluß daran wurde die Wirkung des Dinatrium-Citratpuffers, der schon bei unseren Plasmolyse-Deplasmolysestudien an Zellen der Blattunterseite von *Rhoeo discolor* Verwendung gefunden hatte, untersucht (Tabelle 3).

Auch hier beobachten wir ein Minimum der Quellung bei p_H 4,7.

Nunmehr brachten wir die Gelatine in H.A.-Konzentrationen, die durch Verdünnen der frisch zubereiteten Stammlösung von der Konzentration 10^{-3} g/cm³ im Verhältnis 1:10 vor Beginn einer jeden Versuchsreihe hergestellt wurden. Aus den vielen übereinstimmenden Versuchsreihen seien zwei angeführt, von denen die erste nach der Methode der Längenmessung (Tabelle 4), die zweite nach der der Gewichtszunahme (Tabelle 5) geprüft wurden.

Tabelle 4. *Gelatinestreifen in H.A.-Lösungen verschiedener Konzentrationen.* Längenzunahme in Zentimetern.

H.A.-Konzentration	pH	Temperatur			
		17°		22°	
		4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
10^{-3}	3,7	1,6	2,1	2,0	3,6[1]
10^{-4}	4,1	0,5	0,5	0,4	0,6
10^{-5}	5,1	0,7	0,8	1,1	1,3
10^{-6}	6,0	1,0	1,1	1,1	2,0
10^{-7}	6,2	1,1	1,2	1,6	2,1
Aqua dest.	6,4	0,7	0,8	1,3	1,7

[1] Beginnende Auflösung.

Tabelle 5. *Gelatineplatten 3 × 3 cm, Ausgangsgewicht 40 mg (lufttrocken) 24 Std in H.A.-Lösungen gequollen.* Endgewicht in Gramm.

Konz. . . .	10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-6}	10^{-7}	Aqua dest.
Gewicht . .	2,095	0,220	0,520	0,790	0,820	0,610

Die Werte der beiden Methoden stimmen im Prinzip gut überein.

In diesen Versuchen mußte der p_H-Effekt der Indol-3-essigsäure den zweiten, spezifischen überlagern. Aus diesem Grunde kontrollierten wir — wie in unseren früheren Deplasmolysestudien — auch den Quellungsverlauf in gepufferten H.A.-Lösungen. Wir wählten dazu erstens den p_H-Wert 4,5, der in der Nähe des I.E.P. der Gelatine liegt, und zweitens den p_H-Wert 6,0, der auf Gelatine quellend wirkt, andererseits aber der H.A.-Konzentration entspricht, die die W.P. am stärksten fördert. Das Ergebnis gibt die Tabelle 6 wieder.

Die unmittelbare Nähe des I.E.P. drückt sich in der in allen Konzentrationsbereichen geringeren Quellung aus. Die reine Pufferlösung liegt nahe an dem Wert von H.A. 10^{-4} g/cm³.

Eine Pufferlösung von p_H 6,0 läßt die unterschiedliche H.A.-Wirkung durch die eigene Quellungsförderung deutlicher hervortreten. Begreiflicherweise werden die Konzentrationen, die selbst einen p_H-Wert von 6,0 aufweisen, kaum in ihrer Wirkung beeinflußt.

Auch diese Serie zeigt klar, daß H.A. in seinen verschiedenen Konzentrationen spezifisch und nicht durch den dabei schwankenden p_H-Wert wirkt.

Um den Einfluß eines gänzlich verschiedenen Wirkstoffes zu prüfen, untersuchten wir weiterhin die Wirkung von *Äthylen*. Im Rahmen der Plasmolyse - Deplasmolysestudien von v. GUTTENBERG und BEYTHIEN (1951) konnte eine fördernde Wirkung in den relativen Konzentrationen 10^{-2}—10^{-4} beobachtet werden. Die W.P. des Protoplasten erreichte ihren Höhepunkt in 10^{-4}; 10^{-5} erweist sich bereits als wirkungslos.

Tabelle 6. *Gelatine in auf* p_H 4,5 *gepufferter H.A.-Lösung.*
Längenzunahme in Zentimetern.

Konzentration	Temperatur			
	16°		23°	
	4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
10^{-3}	0,7	1,5	3,2	[1])
10^{-4}	0,3	0,5	0,4	0,7
10^{-5}	0,5	0,7	0,8	0,9
10^{-6}	0,7	0,8	0,7	1,4
10^{-7}	0,7	0,9	1,4	1,9
Puffer	0,4	0,6	0,6	0,7

[1] Auflösung der Streifen.

Tabelle 7. *Gelatine in auf* p_H 6,0 *gepufferter H. A.-Lösung.*
Längenzunahme in Zentimetern.

Konzentration	Temperatur			
	17°		22°	
	4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
10^{-3}	1,3	2,0	1,7	2,7
10^{-4}	0,4	0,6	0,7	0,8
10^{-5}	0,7	1,0	0,9	1,1
10^{-6}	0,8	1,6	1,3	1,5
10^{-7}	0,9	1,8	1,8	2,2
Puffer	0,8	1,2	1,6	1,9

Wie in den früheren Versuchen wurde Äthylen in Leitungswasser nach den Angaben von RUGE (1943) gelöst. Durch 100 cm³ Leitungswasser wird bei 17° C 30 min lang Leuchtgas hindurchgeleitet. Nach der Tabelle von LANDOLT-BÖRNSTEIN enthält das Wasser jetzt 0,0158 g Äthylen als einzig wirksame Komponente des Leuchtgases. Davon wurden Verdünnungen im Verhältnis 1:10 hergestellt; demnach entspricht 10^{-1} der absoluten Konzentration von $1{,}58 \times 10^{-5}$ g/cm³.

Wie die Tabelle 8 zeigt, fällt der Quellungsgrad der Gelatine in Äthylenlösung von 10^{-1} nach 10^{-4} laufend ab. In der Konzentration 10^{-4} tritt ein Minimum der Quellung auf. Die folgenden Konzentrationsbereiche stimmen bereits mit der Kontrolle überein, d. h. es ist keine Wirkung des Gases mehr vorhanden.

Vergleichen wir nun diese Quellungswerte mit den Deplasmolysewerten aus den Äthylenversuchen von v. GUTTENBERG und BEYTHIEN,

so finden wir ein völlig anderes, ja sogar umgekehrtes Verhalten. Die Gelatine ist bei der Äthylenkonzentration 10^{-4} (absolut 10^{-8}) und der H.A.-Konzentration 10^{-4} am geringsten gequollen; im ersten Fall finden wir aber den *raschesten*, im zweiten den *langsamsten* Deplasmolyseverlauf. Bei stärkerer Verdünnung des Heteroauxins nimmt die Quellung zu und parallel dazu steigt die W.P. des Plasmas an. Stärkere Verdünnungen des *Äthylens* dagegen bleiben auf Gelatine und Plasma wirkungslos. Aus dem Ganzen geht hervor, daß die durch Äthylen bewirkte Beeinflussung von Gelatine und Plasma zwei ganz verschiedene Prozesse sein müssen.

Tabelle 8. *Gelatine in Äthylenlösung nach* RUGE. Längenzunahme in Zentimetern.

Konzentration	Temperatur			
	16°		22°	
	4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
10^{-1}	0,9	1,1	1,6	1,8
10^{-2}	0,3	0,5	1,0	1,4
10^{-3}	0,4	0,5	1,0	1,3
10^{-4}	0,3	0,3	0,8	0,8
10^{-5}	0,7	0,8	1,6	1,7
10^{-6}	0,9	1,2	1,6	1,8
Leitungswasser	0,9	1,2	1,6	1,8

Das ist deshalb nicht überraschend, da das lipophile Gas vom lipoidreichen Plasma sicher ganz anders aufgenommen wird als von der lipoidarmen Gelatine. Daraus ergibt sich, daß die W.P. keinesfalls immer nur oder hauptsächlich durch den Quellungszustand geregelt wird.

Zur weiteren Klärung untersuchten wir als Gegenstück zu dem wachstums*fördernden* H.A. die Wirkung einer wachstums*hemmenden* Substanz auf Gelatine.

Wir wählten *Cumarin*, einen Abkömmling der Zimtsäure, dessen hemmende Wirkung auf das Wachstum von Pflanzen gut bekannt ist. Bereits in den Deplasmolyseversuchen von v. GUTTENBERG und BEYTHIEN war sein konzentrationsbedingter Wirkungseffekt deutlich in Erscheinung getreten. Es rief in diesen Untersuchungen in der Versuchsreihe Tabelle 16 in der Konzentration 10^{-3} g/cm³ eine starke, nach 10^{-5} schwächer werdende Hemmung hervor. Dem Normalwert der Wasserkontrolle entsprach 10^{-6} g/cm³. Einen damit übereinstimmenden Verlauf zeigt unsere Tabelle 9.

Wie ihr zu entnehmen ist, ruft Cumarin 10^{-3} g/cm³ die geringste Quellung hervor, während 10^{-4} und 10^{-5} in ihrer quellungshemmenden Wirkung merklich nachlassen. 10^{-6} g/cm³ entspricht praktisch der Wasserkontrolle. Dieser Versuch ist besonders deshalb klar, weil es sich bei Cumarin um einen Nichtelektrolyten handelt, also keine p_H-Effekte auftreten können.

Vergleichen wir diese Werte wieder mit den während der Deplasmolysestudien gewonnenen, so finden wir zunächst in völliger Übereinstimmung damit in keiner Konzentration einen Umschlag der Wirkung.

Ferner beobachteten wir mit steigender Konzentration eine schwächer werdende Quellung. Diese Tatsache findet im Deplasmolyseversuch in der zunehmenden Deplasmolysezeit bei Konzentrationssteigerung ihr Gegenstück.

Entsprechend den Beobachtungen bei H.A. geht also auch beim Cumarin einer zunehmenden Quellung der Gelatine eine steigende W.P. des Protoplasten parallel, während der Entquellung der Gelatine eine sinkende W.P. des Plasmas entspricht.

b) Viskositätsuntersuchungen. Eine Hydratisierung der Moleküle ruft bei festen Gelen eine Erhöhung des Quellungsgrades, bei Lösungen von Kolloiden eine Viskositätssteigerung hervor. Wir stellten daher mit Hilfe eines Ostwald-Viskosimeters die Viskositätsveränderungen gelöster Gelatine bei Zusatz von H.A. fest.

Tabelle 9. *Gelatine in Cumarin verschiedener Konzentrationen.*

Konzentration	Temperatur			
	17°		23°	
	4 Std	24 Std	4 Std	24 Std
10^{-3}	0,3	0,4	0,8	1,0
10^{-4}	0,5	0,4	0,9	1,4
10^{-5}	0,6	0,7	0,7	1,7
10^{-6}	0,7	0,9	0,9	1,9
Aqua dest.	0,9	1,0	0,9	1,9

Ausgegangen wurde von 3%iger Gelatinelösung. 5 cm³ dieser Lösung versetzten wir mit 2,5 cm³ der entsprechenden H.A.-Konzentration. Die Messungen wurden in einem Wasserbad von 35° C bei größtmöglicher Temperaturkonstanz durchgeführt.

Die Eichung des von uns benutzten Ostwald-Viskosimeters mit Aqua dest. ergab eine Durchlaufzeit von 51 sec.

Tabelle 10. *Viskositätsmessung von Gelatinelösung + Heteroauxin bei 35° C.*

Zugefügte H.A.-Konzentration	pH	Durchlaufzeit sec	Mittelwert
Gel. + 10^{-3}	3,7	127, 128, 128, 128, 128	128
Gel. + 10^{-4}	4,1	104, 106, 104, 104, 104	104
Gel. + 10^{-5}	5,1	111, 110, 110, 110, 110	110
Gel. + 10^{-6}	6,0	114, 114, 114, 114, 114	114
Gel. + 10^{-7}	6,2	119, 118, 118, 118, 118	118
Gel. + Aqua dest.	6,4	115, 115, 115, 115, 115	115

Die in der Tabelle 10 angeführten Werte und die Quellungswerte der Tabellen 4 und 5 zeigen im Prinzip einen übereinstimmenden Verlauf. Die stärkste Quellung und höchste Viskosität finden sich bei H.A. 10^{-3} g/cm³, bei 10^{-4} liegen jeweils die geringsten Werte vor. Über die Konzentrationen 10^{-5} und 10^{-6} nach 10^{-7} folgt ein stetiger Anstieg der Quellungs- und Viskositätswerte. Der Wert der Wasserkontrolle kommt wieder zwischen 10^{-5} und 10^{-6} zu liegen.

Zur besseren Vergleichsmöglichkeit wurde nun Gelatinelösung mit HCl verschieden stark angesäuert und auf ihre Viskosität hin untersucht. Es ergab sich folgendes, mit anderen Autoren (LOEB 1924, MICHAELIS 1922, BRAUNER 1932) gut übereinstimmendes Bild (Tabelle 11).

Tabelle 11. *Viskositätsmessung von Gelatinelösung + HCl verschiedener Konzentrationen bei 35° C.*

Aqua dest.-Eichung: 51 sec.

HCl p_H	Durchlaufzeit sec	Mittelwert
3,2	121, 122, 122, 122, 122, 122	122
4,7	106, 105, 106, 106, 106, 106	106
5,8	111, 112, 112, 112, 112, 112	112
6,5	117, 116, 116, 116, 116, 116	116
Leitungswasser	118, 119, 119, 119, 119, 119	119

Wir beobachteten im I.E.P. (p_H 4,7) ein Minimum der Viskosität, bei p_H 3,2 ein Maximum, das in noch niedrigeren p_H-Bereichen durch die dann vorherrschende Wirkung des Cl^- stark abfällt (LOEB 1924). Zum Neutralpunkt hin steigt die Viskosität wie zu erwarten langsam an.

Der einander ähnliche Kurvenverlauf der H.A. und HCl-Wirkung ließen auch diesmal Zweifel an der Spezifität der H.A.-Wirkung auf die Viskosität aufkommen. Um diese zu beheben, schalteten wir, wie schon vorher, die p_H-Wirkung durch eine Pufferung aus. Es ergab sich, daß die H.A.-Wirkung auch hier in Dinatrium-Citratpuffer von p_H 6,0 erhalten blieb (Tabelle 12).

Tabelle 12. *Viskositätsmessung von Gelatinelösung + Heteroauxin in Pufferlösung von p_H 6,0, bei 35° C.*

Aqua dest-Eichung: 51 sec.

Zugefügte H.A.-Konzentration	Durchlaufzeit sec	Mittelwert
Gel. + 10^{-3}	126, 126, 126, 126, 126, 126	126
Gel. + 10^{-4}	109, 109, 108, 109, 109, 109	109
Gel. + 10^{-5}	112, 112, 112, 112, 112, 112	112
Gel. + 10^{-6}	115, 115, 116, 115, 115, 115	115
Gel. + 10^{-7}	120, 121, 120, 120, 120, 120	120
Gel. + Puffer	114, 115, 114, 114, 115, 114	114

Die Konzentrationsbereiche mit einem annähernd puffergleichen p_H zeigen in der Tabelle 10 und 12 fast Übereinstimmung und auch die übrigen Werte differieren nur wenig. Somit dürfte auch für die Viskositätsänderung der spezifische H.A.-Einfluß in Abhängigkeit von der Konzentration als bewiesen anzusehen sein.

c) Beeinflussung der Wasserpermeabilität. Um einen direkten Vergleich mit den Plasmolyse-Deplasmolysestudien von v. GUTTENBERG und

Beythien zu ermöglichen, sollte in weiteren Versuchen noch die Beeinflussung der W.P. von Gelatine durch H.A. verschiedener Konzentrationen demonstriert werden.

Apparativ lösten wir das Problem so, daß ein Glockentrichter mit einem Durchmesser von 3 cm mit nicht zu weitmaschigem Mull überspannt wurde. Diesen tauchten wir dann in 80%ige, flüssige Gelatine, dichteten den Rand gut ab und ließen die Gelatine etwa 15 min erstarren. Daraufhin füllten wir die zu untersuchende Säure- oder

Tabelle 13. *Beeinflussung der Wasserpermeabilität durch HCl verschiedenen* p_H*'s.*

HCl p_H	Kubikzentimeter in der Zeiteinheit	
	6 Std	24 Std
3,2	0,8	2,1
4,7	0,3	0,8
5,8	0,6	1,3
6,5	0,9	1,9
Leitungswasser	0,8	1,8

Tabelle 14. *Beeinflussung der Wasserpermeabilität von Gelatine durch Heteroauxin verschiedener Konzentration.*

Konzentration	Kubikzentimeter in der Zeiteinheit	
	3 Std	6 Std
10^{-3}	1,3	1,9
10^{-4}	0,1	0,3
10^{-5}	0,4	0,5
10^{-6}	0,9	1,2
10^{-7}	0,9	1,2
Aqua dest.	0,5	0,9

H.A.-Lösung in die Trichter, deren Glocken während der Messung bis zum Ansatz der graduierten Kapillare in 2molarer Saccharoselösung hingen.

Die in der Zeiteinheit abgesaugte Wassermenge ist abhängig von der Saugkraft der Saccharoselösung und von der Permeabilität der Gelatine.

Tabelle 13 gibt einen Überblick über das Ausmaß des Wasserdurchtrittes in 6 und 24 Std bei einer Temperatur von 21° und wechselndem p_H.

Dem in Tabelle 1 ermittelten Quellungsminimum bei p_H 4,7 entspricht in dieser Versuchsreihe ein auffallendes Permeabilitätsminimum. Die Durchlässigkeit der Gelatinemembran nimmt dann mit steigendem Quellungsgrad zu.

Bei Verwendung von H.A.-Lösungen zeigte sich der in Tabelle 14 angegebene Verlauf.

Die Ergebnisse stimmen im Prinzip mit den Befunden für Quellung (Tabelle 4) und Viskosität (Tabelle 10) gut überein. Das Maximum der W.P. liegt bei H.A. 10^{-3}, d. h. der Wasserdurchtritt ist bei dieser Konzentration am wenigsten gehemmt; Quellung und Viskosität sind hier am höchsten.

Die durch H.A. bewirkten Auflösungserscheinungen, über die wir bereits berichteten, dürften eine Schädigung der Gelatinemembran hervorrufen und so einen besonders starken Wasserdurchtritt zur Folge haben. Die H.A.-Konzentration 10^{-4}, bei der die geringste Quellung

und Viskosität herrschte, beeinflußt die Gelatine in dem Sinne, daß nur sehr wenig Wasser hindurchtritt. Zwischen H.A. 10^{-5} und 10^{-7} findet entsprechend dem Anstieg der Quellung und Viskosität auch ein Ansteigen der W.P. statt.

Um sicher zu gehen, daß es sich hier nicht um einen p_H-Effekt handelt, setzten wir den abgestuften Wuchsstoffkonzentrationen wieder eine Pufferlösung von p_H 6,0 zu.

Wie bei den Quellungs- und Viskositätsuntersuchungen ist ein gewisser Ausgleich der Werte zu beobachten. Der typische Kurvenverlauf des H.A.-Effektes bleibt aber in allen diesen Untersuchungen erhalten und stimmt mit den Werten der Deplasmolysestudien im Prinzip überein. Im ganzen ergibt sich also für die Gelatine, daß der durch H.A. bewirkten Quellungs- und Viskositätszunahme eine erhöhte W.P. entspricht, umgekehrt geringe Quellung und Viskosität mit gehemmter Wasseraufnahme verbunden ist. Für die Eiweißphasen des Plasmas darf also angenommen werden, daß bei H.A.-Konzentrationen, die die Deplasmolyse verzögern (besonders 10^{-4}), das Plasma relativ entquollen und von geringer Viskosität ist. Der leichtere Wasserdurchtritt in physiologischen Bereichen (10^{-6} und 10^{-7} g/cm³) beruht dagegen auf erhöhter Quellung und Viskosität.

Tabelle 15. *Beeinflussung der Wasserpermeabilität von Gelatine durch Heteroauxin in Pufferlösung von* p_H 6,0.

Konzentration	Kubikzentimeter in der Zeiteinheit	
	3 Std	6 Std
10^{-3}	1,0	1,6
10^{-4}	0,2	0,4
10^{-5}	0,4	0,5
10^{-6}	0,6	0,9
10^{-7}	0,7	1,0
Puffer	0,5	0,8

In den Säureversuchen fanden wir konvexe Plasmolysebilder, die für geringe Viskosität sprechen (WEBER 1924), im Bereich des I.E.P., bei dem wir auch geringste Viskosität im Gelatineversuch fanden. In den p_H-Bereichen zu beiden Seiten des I.E.P. dagegen trat Konkavplasmolyse auf, auch beobachteten wir dabei häufig HECHTsche Fäden, was für erhöhte Viskosität spricht (WEBER 1924, BRAUNER 1943). Diese Beobachtungen stehen wiederum mit dem bei der Gelatine beobachteten Viskositätsanstieg in diesem Bereich in Einklang.

B. Agar.

In unseren Versuchen fand der handelsübliche Streifenagar, der durch ausgiebiges Wässern gereinigt wurde, Verwendung. Agar ist ein hochmolekulares Kohlenhydrat, das seinen sauren Charakter neben den Karboxylgruppen auch seiner Veresterung mit H_2SO_4 verdankt. PAULI und STEINBACH (1941) haben diesen Stoff physikalisch-chemisch, WALTER (1923), SAMEC und ISAJEVIC (1920) chemisch untersucht. DOKAN

(1924) konnte bei seinen Untersuchungen überdies feststellen, daß Agar ein weitaus größeres Quellungsvermögen besitzt als Gelatine.

a) Quellungsversuche. Bereits die Beobachtungen von BLANK und DEUEL (1943) zeigten deutlich, daß der Quellungsgrad des Agars von seiner Ladungsgröße abhängt. Wird nämlich die negative Eigenladung des Agars durch ein stark saures Milieu erniedrigt, so sinkt dementsprechend auch der Quellungsgrad. Mit sinkender Azidität dagegen sowie im neutralen und alkalischen Bereich beobachteten diese Autoren eine zunehmende Quellung.

In unseren Untersuchungen arbeiteten wir im wesentlichen nach der Wägemethode. Lufttrockene Agarplättchen, deren Ausgangsgewicht auf 1 mg genau bestimmt wurde, brachten wir für 24 Std in die jeweiligen Versuchslösungen zum Quellen. Nach Ablauf dieser Zeit stellten wir, nach vorherigem Entfernen des außen anhaftenden Wassers, das Endgewicht fest.

Die Versuche in HCl verschiedenen p_H-Wertes ergaben folgendes Bild (Tabelle 16),

Tabelle 16. *Agarplättchen 3 × 3 cm Ausgangsgewicht 30 mg (lufttrocken) 24 Std bei 18° C in HCl von verschiedenem* p_H.

Endgewicht in Gramm.

HCl p_H . .	2,5	3,5	4,5	5,6	6,0	Aqua dest.
Gewicht . .	0,710	0,795	0,860	0,920	1,120	1,290

Die Werte der Tabelle 16 lassen erkennen, daß Agar im stark sauren Bereich geringere Quellung als in der Nähe des Neutralpunktes zeigt. Der hervorstechendste Unterschied im Vergleich zu den Werten der Gelatineversuche ist aber der gleichmäßige Anstieg der Quellungsintensität vom stark sauren zum neutralen Bereich hin. Ein Umladungspunkt im Sinne des I.E.P. der Gelatine fehlt vollkommen.

In ungepufferten H.A.-Lösungen zeigte sich, daß der Agar in gleicher Weise, d. h. in steigendem Maße vom sauren zum neutralen Bereich hin gequollen war (Tabelle 17).

Tabelle 17. *Agarplättchen 30 mg Ausgangsgewicht 24 Std bei 18° C in H.A.-Lösungen verschiedener Konzentration gequollen.*

Endgewicht in Gramm.

H.A.-Konz.	10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-6}	10^{-7}	Aqua dest.
p_H	3,7	4,1	5,1	6,0	6,2	6,4
Gewicht . .	0,790	0,820	0,910	1,090	1,190	1,270

Ganz unterschiedlich davon waren die Werte, die wir bei der Verwendung gepufferter H.A.-Lösungen erhielten. Sie zeigten so gut wie keine spezifische Wirkung des H.A. auf Agar, ganz im Gegensatz zu den Beobachtungen bei Gelatine.

Tabelle 18. *Agarplättchen 30 mg Ausgangsgewicht 24 Std bei 18° C in auf p_H 7,0 gepufferten H.A.-Lösungen verschiedener Konzentration.* Endgewicht in Gramm.

H.A.-Konz.	10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-6}	10^{-7}	Puffer
Gewicht . .	0,810	0,820	0,840	0,815	0,825	0,850

Aus den Werten der Tabelle 18 ist zu ersehen, daß durch die erfolgte Pufferung alle H.A.-Konzentrationen den gleichen Wirkungsgrad auf die Quellung von Agar ausüben. Dies zeigt, deutlicher als die Versuche von BLANK und DEUEL, daß der Quellungsverlauf von Agar bei Vorhandensein von H.A. nur durch die jeweilige C_H beeinflußt wird. Der geringere Quellungsgrad in Tabelle 18 in Vergleich mit den Werten der Tabelle 17 bei H.A. 10^{-7} ist ein reiner Konzentrationseffekt des Puffers. Dies bestätigten uns Versuche, in denen sowohl Dinatrium-Citratpuffer von einer Konzentration von $^1/_{10}$ als auch $^1/_{150}$ mol zur Verwendung kam.

Unsere Untersuchungen ergänzen die Beobachtungen von BLANK und DEUEL insofern, als wir durch Pufferung die p_H-Wirkung ausschalteten. Damit dürfte aber auch erst die Annahme voll gerechtfertigt sein, daß H.A. keinen spezifischen Effekt auf Agar ausübt. BLANK und DEUEL hatten in ihren Untersuchungen nur beobachtet, daß sich die Wirkungen der verschiedenen H.A.-Konzentrationen gemäß ihren p_H-Werten in die Wirkungsreihe anderer organischen und anorganischen Säuren einreihen.

Die hier beobachteten Tatsachen stimmen mit den Befunden von DOKAN (1924) bestens überein. Dieser Autor stellte darüber hinaus fest, daß sich bei Agar der Einfluß der verschiedenen Anionen erst in Säurelösungen, die konzentrierter als n/10 sind, bemerkbar macht.

b) Viskositätsuntersuchungen. Da BLANK und DEUEL in den Viskositätsuntersuchungen mit den Quellungswerten im Prinzip übereinstimmende Ergebnisse erzielten, wiederholten wir diese Versuche nicht.

c) Wasserpermeabilität. Zur Bestimmung der W.P. von Agarmembranen arbeiteten wir nach der gleichen Methode wie bei den entsprechenden Untersuchungen der Gelatine (S. 175). Der mit Mull überspannte Glockentrichter wurde in 8%ige Agarlösung getaucht und dann etwa 15 min lang getrocknet.

Die Ergebnisse, die wir bei Verwendung von HCl-Lösungen verschiedenen p_H's erhielten, ließen deutlich folgendes erkennen. Bei hoher Azidität der Innenlösung, die wiederum einer Saccharoselösung gegenüberstand, ergab sich eine relativ geringe Permeabilität. Sank die Azidität, so steigerte sich entsprechend auch der Grad der Permeabilität.

Vergleichen wir nun die Werte von Tabelle 16 mit denen der Tabelle 19, so können wir feststellen, daß Agar bei p_H 2,5 geringste Quellung und geringste W.P. aufweist. Beide Werte steigen dann zu dem Wert der

Wasserkontrolle von p_H 6,4 hin an. Damit dürfte bewiesen sein, daß auch bei Agargelen geringster Quellung die geringste W.P. entspricht.

In der Überprüfung der Wirkung von gepufferten H.A.-Lösungen wählten wir, da ja die Pufferkonzentration mit berücksichtigt werden mußte, eine gegenüber den früheren Versuchen um 0,5 mol höhere Zuckerkonzentration in der Außenlösung. Die sich daraus ergebenden Unterschiede lassen daher einen direkten Vergleich der Werte von Tabelle 19 und Tabelle 20 nicht zu. Entscheidend für unsere Untersuchungen war aber auch nur der prinzipielle Verlauf der Permeabilität.

Tabelle 19. *Beeinflussung der Permeabilität von Agar durch H.A. verschiedenen* p_H*-Wertes.*

HCl p_H	Kubikzentimeter in der Zeiteinheit abgesaugt	
	3 Std	6 Std
2,5	0,4	0,7
3,5	0,6	0,9
4,5	0,9	1,3
5,6	1,4	1,5
6,0	1,2	1,6
Aqua dest.	1,2	1,5

Tabelle 20. *Beeinflussung der Permeabilität von Agar durch auf* p_H *7,0 gepufferte H.A.-Lösungen verschiedener Konzentration.*

H.A.-Konzentration	Kubikzentimeter in der Zeiteinheit abgesaugt	
	3 Std	6 Std
10^{-3}	0,9	1,8
10^{-4}	1,0	1,6
10^{-5}	0,8	1,6
10^{-6}	1,1	1,8
10^{-7}	1,0	1,7
Puffer	1,1	1,8

Wie in Tabelle 18 finden wir auch hier in Tabelle 20 jeden Wirkungseffekt des H.A. durch die Pufferung ausgeschaltet. Die geringen Schwankungen der Werte können wohl der noch unzulänglichen Versuchstechnik zugeschrieben werden.

H.A. wirkt also auf Agar nicht spezifisch, vielmehr nur als Säure entsprechend dem jeweiligen p_H-Wert.

Auf Grund dieser von uns erzielten Versuchsergebnisse sowie der Beobachtungen von Borris (1942), Blank und Deuel (1943), Bonner und Thimann (1948) und vieler anderer Autoren finden wir die von einem von uns (v. Guttenberg) bereits vertretene Ansicht bestätigt, daß H.A. in erster Linie über das Plasma und nicht direkt auf die Zellwand einwirkt.

IV. ÜBER DIE BEEINFLUSSUNG DER ZUCKERPERMEABILITÄT VON PROTOPLASTEN DURCH HETEROAUXIN.

1. Literaturübersicht.

Trotz der großen Bedeutung, die gerade der Zuckerpermeabilität pflanzlicher Protoplasten zukommt, liegen nur relativ wenige Arbeiten aus diesem Untersuchungsgebiet vor. Überdies wurde bei diesen Untersuchungen mehr Wert auf die Ermittlung osmotischer Gradienten als auf die Tatsache des Permeationsvorganges selbst gelegt. So befassen sich die Arbeiten von Ruhland (1911), Fitting (1917),

Ursprung und Blum (1916, 1924), Blum (1924) und Beck (1926) im wesentlichen mit dem zuerst angeführten Problem. Ruhland und Hoffmann (1925) beobachteten an den hochpermeablen Fäden von *Beggiatoa* eine deutliche Durchlässigkeit für Kohlenhydrate. Höfler (1926) stellte in seinen Untersuchungen an *Gentiana Sturmiana* die ermittelten Permeationswerte für verschiedene Zuckerarten zusammen und gab damit gewisse Aufschlüsse über die relative Größe der Permeabilität für verschiedene Zucker. Zu diesen plasmolytisch ermittelten Ergebnissen kommen ferner die von Iljin (1924, 1928) durch Exosmose aus zerschnittenen Zwiebeln gewonnenen Werte. Alle vorliegenden Arbeiten stellen übereinstimmend die Durchlässigkeit der untersuchten Protoplasten für Zucker, besonders Fruktose nnd Glukose, fest.

Unsere Untersuchungen sollten nun Aufschluß darüber geben, welchen Einfluß H.A. auf die Permeabilität des Protoplasten für verschiedene Zucker ausübt. Solche Studien schienen uns aus folgendem Grunde wichtig. Beim Streckungswachstum der Membran müssen Substanzen aus dem Zellkörper in die Wand eingelagert und in der anschließenden Phase des Dickenwachstums dieser angelagert werden. Dies ist aber nur dann möglich, wenn eine Permeabilität für diese Stoffe — die wohl im wesentlichen Zucker sein dürften — vorhanden ist.

Bereits aus der bekannten Tatsache, daß Rohrzucker ein bewährtes Dauerplasmolytikum darstellt, ist zu erkennen, daß seine Permeierfähigkeit im allgemeinen eine sehr geringe ist. Die damit verbundenen langen Deplasmolysezeiten erschwerten daher unsere Beobachtungen wesentlich. Jedoch konnten Schädigungen der Protoplasten auch nach 2 Tagen nicht festgestellt werden. Zu gleichen Ergebnissen kam auch Höfler (1926).

Entsprechend den früheren Untersuchungen arbeiteten wir wiederum nach der Plasmolyse-Deplasmolyse-Zeitmethode mit *Rhoeo discolor*. Als Diosmotika fanden einmal Glukose der Fa. Hollborn und Söhne (puriss.), zum zweiten Holzzucker ($C_6H_{12}O_6 + H_2O$) der Fa. Deutsche Bergin AG., Mannheim-Rheinau[1], und drittens Saccharose des Spolek pro chem. a hut. vyrobu, Praha, Verwendung.

Nach den bisherigen Erfahrungen plasmolysierten wir — nach 15 min Wässern der Schnitte in Aqua dest. — bei p_H 5,6. Die Dauer der Plasmolysezeit betrug im Durchschnitt 50 min. Nach abermaligem kurzen Abspülen verbrachten wir die Schnitte in Schälchen mit den Zuckerlösungen gleicher Konzentration wie die des Plasmolytikums, jedoch mit Zusatz von H.A. verschiedener Konzentrationen oder Pufferlösungen von verschiedenem p_H.

2. *Versuche.*

In der ersten Reihe sollte die Zuckerpermeabilität in Abhängigkeit vom jeweiligen p_H-Wert der Lösung ermittelt werden. Wir gebrauchten $^1/_{150}$ mol Dinatrium-Citratpuffer mit Zusatz von 0,36 mol Hollborn-

[1] Diese Glukose ist frei von Wirkstoffen (vgl. v. Guttenberg und Strutz, Arch. f. Mikrobiol. **17**, (1952). Wir danken der Firma Deutsche Bergin-AG., Mannheim-Rheinau, für die kostenlose Überlassung.

Glukose. Diese Zuckerkonzentration erwies sich als günstigste in bezug auf Plasmolyse- und Deplasmolysegeschwindigkeit. Höhere Konzentrationen riefen zwar raschere Plasmolyse hervor, verzögerten jedoch den Deplasmolyseeintritt und -ablauf sehr stark. Die Ergebnisse enthält die folgende Tabelle 21.

Tabelle 21. *Deplasmolyse in 0,36 mol Hollborn-Glukose in Dinatrium-Citratpuffer.* Kontrolle: Aqua dest. mit 0,36 mol Hollborn-Glukose. Prozente plasmolysierter Zellen.

Zeit Std	Kontrolle pH 6,4	Dinatrium-Citratpuffer pH							
		3,0	3,8	4,5	5,2	5,8	6,2	6,9	7,6
1	100	100	100	100	100	100	100	100	100
4	100	100	100	100	100	100	100	100	100
8	98	100	100	100	98	100	100	100	100
12	98	91	87	93	92	82	100	100	100
16	72	69	71	76	77	81	89	100	100
20	32	16	24	19	31	38	79	96	89
26	2	0	0	0	6	0	18	43	6

Die Werte lassen einen deutlichen Anstieg der Deplasmolysezeit zum chemischen Neutralpunkt hin erkennen. Damit finden wir eine Bestätigung der Befunde von Iljin (1928), der bei p_H 7,0 ein Minimum der Zuckerpermeabilität der *Rhoeo*-Protoplasten ermittelte.

Bei der Untersuchung der Wirkung von H.A. verschiedener Konzentrationen ergab sich nach der Registriermethode nach Kaczmarek (1929) folgendes Bild (Tabelle 22).

Tabelle 22. *Plasmolyse und Deplasmolyse in 0,36* mol *Hollborn-Glukoselösung mit Zusatz von H.A. verschiedener Konzentrationen.*

Kontrolle: Aqua dest. mit 0,36 mol Hollborn-Glukose, p_H 6,3. Prozent plasmolysierter Zellen bei Zusatz von H.A. 10^{-4}—10^{-7} g/cm³.

Zeit Std	Kontrolle	Heteroauxinkonzentration				
		10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-6}	10^{-7}
		Plasmolyse.				
1/4	65	—	30	70	87	91
1/2	82	—	46	82	100	100
1	100	—	92	100		
		Deplasmolyse.				
3	100		100	100	96	100
6	97		100	100	83	93
8	96		98	88	76	54
12	86		97	79	48	16
16	80		92	58	12	0
20	76		88	29	0	
25	19		76	21		

In diesem Versuch tritt sehr deutlich folgendes hervor: Im Bereich H.A. 10^{-3} erfolgt nach einer Behandlungsdauer von 30 min völlige Zerstörung der Protoplasten. Die Konzentration 10^{-4} jedoch verursacht keine Zerstörung mehr, sondern hemmt nur das Zustandekommen der Plasmolyse, die erst nach etwa 1 Std beendet ist. Dabei wird nicht annähernd der Plasmolysegrad erreicht, der für die Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-7} sowie die H.A.-freie Kontrolle charakteristisch ist. Zu einer Deplasmolyse kommt es hier auch bei längerer Versuchsdauer (48 Std) so gut wie gar nicht mehr. H.A. 10^{-5} ermöglicht besonders im Anfang einen rascheren Ablauf der Plasmolyse und zeigt in der Deplasmolyse ähnliche Werte wie die Kontrolle. Erst nach 31 Std waren alle Zellen wieder völlig deplasmolysiert. (In der Tabelle nicht angeführt.) Im anschließenden Konzentrationsbereich von 10^{-6} macht sich eine auffallende Beschleunigung der Plasmolyse und Deplasmolyse gegenüber der Kontrolle bemerkbar. Hier und in H.A. 10^{-7} sind alle Zellen nach 28 min plasmolysiert; der Rückgang der Protoplasten in beiden Konzentrationen verläuft nicht in so weitgehender Übereinstimmung. In den vielen übereinstimmenden Parallelversuchen zeigte sich, daß zwar anfangs in H.A. 10^{-6} der Rückgang der Plasmolyse in einigen Zellen früher, zum Teil sogar um 40 min früher, eintrat. Im Endeffekt war aber in H.A. 10^{-7} die völlige Deplasmolyse 135—240 min früher eingetreten als in H.A. 10^{-6}. H.A. 10^{-8}, in der Tabelle nicht mehr mit angeführt, war wirkungslos und stimmt mit dem Verlauf der Kontrolle überein.

Mit dieser Versuchsserie konnten wir zeigen, daß H.A. die Permeabilität des Protoplasten von *Rhoeo discolor* für Glukose in Abhängigkeit von der Konzentration beeinflussen kann. Es ist damit bewiesen, daß die „physiologischen Konzentrationen" des H.A. nicht nur die Wasser-, sondern auch die Zuckerpermeabilität fördernd beeinflussen. Diese Tatsache ist, wie schon früher bemerkt, wichtig, da ja während des Streckungswachstums der Zelle Baustoffe an und in die Zellmembran gebracht werden müssen. Bemerkenswert scheint uns, daß die Permeabilitätssteigerung für Glukose bedeutend später als die für Wasser erfolgt.

Ferner soll nochmals auf das Verhältnis p_H und H.A. hingewiesen werden. Während im p_H-Bereich des chemischen Neutralpunktes in unseren vorhergehenden Untersuchungen ein typisches *Minimum* der Zuckerpermeabilität festgestellt werden konnte, ergab sich im Bereich der H.A.-Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-7} — also einem p_H-Wert von 6,0 — ein auffälliges *Maximum*. Somit liegt offenbar eine spezifische Wirkung des H.A. vor.

Untersuchungen über die Permeabilität von *Saccharose* waren insofern schwieriger, als die Deplasmolyse nur sehr langsam verlief und somit genaue Beobachtungen schwierig wurden. Weiterhin wird sich

natürlich die sehr lange Einwirkungszeit immer mehr oder minder entwässernd auf den Protoplasten auswirken. In der nun folgenden Tabelle 23 sollen die Werte einer Versuchsserie wiedergegeben werden.

Wir erkennen beim Vergleich mit den Werten der Tabelle 22 eine gleichartige Verlangsamung des Plasmolyserückganges Während in H.A. 10^{-3} Zerstörung eintritt, finden wir in 10^{-4} oft Dauerplasmolyse und

Tabelle 23. *Plasmolyse und Deplasmolyse mit Saccharoselösung (0,38 mol) und H.A.-Zusatz verschiedener Konzentrationen.*

Kontrolle: Aqua dest. mit Saccharose (0,38 mol), p_H 6,3. Prozent plasmolysierter Zellen.

Zeit Std	Kontrolle	Heteroauxinkonzentrationen				
		10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-6}	10^{-7}
		Plasmolyse.				
1/4	68	—	38	67	85	88
1/2	79	—	49	79	100	100
1	100	—	90	100		
		Deplasmolyse.				
3	100		100	100	100	100
8	99		100	100	92	95
12	80		92	87	68	65
18	69		81	62	41	38
26	52		67	41	12	14
40	38		48	29	0	0

auch in 10^{-5} sowie bei der Kontrolle gibt es nach 40 Std noch zahlreiche plasmolysierte Zellen. Die Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-7} beschleunigen wieder sowohl Plasmolyse als auch Deplasmolyse. Während die Plasmolysezeiten dieser Konzentrationsbereiche mit denen der Glukosewerte weitgehend übereinstimmen, zeigen die Deplasmolyseergebnisse wesentliche Unterschiede. Einmal ist die Gesamtdauer der Deplasmolyse im Saccharoseversuch um 15 Std länger, zum anderen liegen die Zeiten für H.A. 10^{-6} und 10^{-7} sehr nahe aneinander.

Mit diesen Beobachtungen stimmen die Ergebnisse von HÖFLER (1926) gut überein, der gleichfalls ein unterschiedliches Permeationsvermögen verschieden großer Zuckermoleküle fand.

In unseren Untersuchungen fand auch, wie bereits erwähnt, Holzzucker der Firma Deutsche Bergin AG., Mannheim-Rheinau Verwendung. Versuchten wir mit diesem reinsten Präparat in einer Konzentration von 0,38 mol zu plasmolysieren, so wurden nach einer Einwirkungszeit von etwa 1 Std sämtliche Protoplasten zerstört. Diese Beobachtung machten wir immer dann, wenn dieser Holzzucker in der entsprechenden Konzentration in Aqua dest. gelöst und zur Plasmolyse verwendet wurde. Bei H.A.-Zusatz jedoch wurde diese Wirkung aufgehoben, ebenfalls

bei Zusatz von Spuren von Neutralsalzen, wie z. B. KCl, KNO_3. Wir müssen daher annehmen, daß die zerstörende Wirkung dieses Plasmolytikums durch dessen absolute Reinheit verursacht wird. Diese unsere Annahme wird durch die Tatsache bestärkt, daß zweimal mit Äther ausgeschüttelte Hollborn-Glukose, die restlos vom Äther befreit wurde, und dann als Plasmolytikum in der entsprechenden Konzentration zur Anwendung kam, gleichfalls stark schädigend auf die Protoplasten wirkte. Der Grad der Protoplastenzerstörung erreichte zwar hier nicht das Ausmaß des vom Holzzucker verursachten, dezimierte jedoch die intakten Zellen im Durchschnitt auf 45% innerhalb einer Behandlungszeit von 60 min.

Plasmolyse und Deplasmolyse mit Holzzucker und H.A.-Zusatz in verschiedenen Konzentrationen verliefen in bester Übereinstimmung mit denen in Hollborn-Glukose.

Diskussion des Gesamtergebnisses.

Hauptziel unserer, in dieser und den vorhergehenden Mitteilungen dargestellten Untersuchungen war, den spezifischen Einfluß der Indol-3-essigsäure auf die Permeabilität des Protoplasmas klarzulegen. Dazu war es notwendig festzustellen, inwieweit die H.A.-Wirkung p_H-bedingt ist; es mußten also Ergänzungsversuche mit Säuren und Puffergemischen durchgeführt werden, die als Wichtigstes ergaben, daß der H.A.-Effekt spezifisch ist und nicht durch die jeweilige Azidität bewirkt wird. Neben der Beeinflussung der W.P. wurde nunmehr auch die Zuckerpermeabilität in den Kreis der Betrachtung gezogen. Das geschah deshalb, weil bei der Streckung der Zelle nicht nur eine Erleichterung des Eintritts von Wasser, sondern auch die des Austritts von Zuckern für den Einbau in die Membran von Bedeutung ist. Zur weiteren Klärung des Problems untersuchten wir, ob Gelatine als „Plasmamodell" und Agar als „Zellwandmodell" in gleicher Weise durch H.A. in ihrer Permeabilität beeinflußt werden. Dazu war es auch notwendig, die Quellung und Viskosität dieser Substanzen unter H.A.-Einfluß zu studieren. Wieder mußte geprüft werden, ob ein spezifischer oder ein p_H-bedingter Einfluß vorliegt. Die Säure- und Pufferversuche waren also nicht Selbstzweck und sollen daher am Ende dieser Betrachtungen geschildert werden: zunächst sei das Gesamtergebnis der *Heteroauxinversuche* besprochen.

Wir konnten zeigen, daß H.A. die W.P. des Protoplasten spezifisch beeinflußt. Der Effekt dieser Substanz ist ein ganz anderer als der von verschiedenen anorganischen und organischen Säuren, die ihrerseits einheitlich wirken. H.A. bewirkt auch bei Pufferung in der Konzentration 10^{-3} g/cm³ eine Zerstörung der Protoplasten, in 10^{-4} starke Hemmung der Wasseraufnahme, die sich in Dauerplasmolyse äußert, und von 10^{-5}

nach 10^{-7} eine fortschreitende Erhöhung der W.P. Die Beeinflussung der Zuckerpermeabilität ist eine gleichartige und gleichfalls nicht p_H-bedingte. Die H.A.-Konzentration 10^{-4} g/cm³ verwehrt dem Zucker den Eintritt weitgehend, in 10^{-5} ähnelt das Verhalten dem der Kontrollen und in 10^{-6} bis 10^{-7} tritt gegenüber diesen eine starke Beschleunigung des Eintrittes klar zutage. Rohrzucker permeiert langsamer als Glukose, die Durchgangsgeschwindigkeit hängt also von der Molekülgröße ab, was auf eine Filterwirkung des Protoplasmas hinweist und eine Abhängigkeit der Porengröße von der H.A.-Konzentration wahrscheinlich macht. Man wird daher geneigt sein, auch für den erleichterten Eintritt des Wassers eine H.A.-bedingte Herabsetzung des Filterwiderstandes anzunehmen.

Die W.P. der Gelatine folgt bei H.A.-Zusatz denselben Gesetzen. Sie erreicht ihr Minimum bei der Konzentration 10^{-4}, steigt dann langsam an und findet ihr Maximum bei 10^{-7}. Der Vorgang ist wieder nicht p_H-bedingt. Gelatine ließ sich auch zu Quellungs- und Viskositätsuntersuchungen verwenden. Gepufferte H.A.-Lösung bewirkt geringste Quellung und Viskosität in der Konzentration 10^{-4} und die Werte steigen nach 10^{-7} zu einem Maximum an. 10^{-3} wirkt auch auf Gelatine zerstörend, was sich in höchsten Quellungsgraden (Zerfließen!) und Viskositätswerten äußert.

Die aus den Modellversuchen gewonnenen Erfahrungen lassen den Schluß zu, daß das H.A. auf die Eiweißphase des Protoplasten (der Plasmamembran) einwirkt. Ferner zeigen sie, daß höchste W.P. hoher Quellung und Viskosität entspricht (Konz. 10^{-6}, 10^{-7}), während das Minimum der W.P. genau mit dem Minimum der Quellung und Viskosität zusammenfällt. Somit ergibt sich der weitere Schluß, daß die H.A.-bedingte Erhöhung der W.P. und wohl auch der Zuckerpermeabilität der Protoplasten ihre Ursache in einer durch H.A. bewirkten Quellungs- und Viskositätserhöhung hat. Andererseits beruht die Hemmung des Wassereintrittes in die Protoplasten in der Konzentration 10^{-4} wohl auf einer durch diese Konzentration bedingten maximalen Entquellung. In 10^{-3} gehen Plasma- und Gelatinezerstörung einander parallel.

Agar wird durch H.A. innerhalb eines weiten Konzentrationsbereiches nicht beeinflußt. Weder Quellung und Viskosität noch die W.P. wurden durch H.A. irgendwie verändert. Man wird annehmen dürfen, daß das auch für andere Kohlenhydratgele und somit auch für die Zellwand gilt.

Die zur Kontrolle notwendig gewordene Prüfung des *Säureeinflusses* auf Plasma, Gelatine und Agar ergab eine Reihe von Ergebnissen, die, wenn sie auch nicht unmittelbar mit dem Thema zusammenhängen, hier mitbesprochen werden müssen.

Betrachten wir zunächst den Einfluß auf die W.P. Die Ergebnisse waren eindeutig. Der *Rhoeo*-Protoplast zeigte ein *Maximum* der W.P. im Bereich p_H 5,4 bis 5,6. Das steht in guter Übereinstimmung mit den älteren Untersuchungen von KACZMAREK (1930), der einen Wert von etwa 5,8 ermittelte. Auch STRUGGER (1934) und BRAUNER (1943) fanden bei anderen Objekten in diesem Bereich ein Maximum der W.P., das sie allerdings während der Plasmolyse ermittelt hatten. Dieses Verfahren hat den Nachteil, daß das Haften der Protoplasten an der Zellwand sich störend bemerkbar machen kann. STRUGGER und BRAUNER nehmen mit PFEIFFER (1932) an, daß sich im oben genannten p_H-Bereich der isoelektrische Punkt des Plasmas befindet. PFEIFFER empfiehlt sogar die Plasmolyse-Deplasmolysemethode zur Ermittlung des I.E.P. von pflanzlichen Protoplasten. SEEMANN (1950) fand das Permeabilitätsmaximum bei *Salvinia* und *Vallisneria* bei p_H 6,0, bei *Cladophora* und *Spirogyra* allerdings erst im Neutralpunkt. Gemeinsam wird nur die Eingipfeligkeit der W.P.-Kurve festgestellt. Betrachten wir nun das Verhalten der Gelatine, so ergibt sich überraschenderweise ein ganz anderes Bild. In dem bei p_H 4,7 eindeutig feststellbaren I.E.P. finden wir die *geringste W.P.* Gelatine verhält sich also gegenüber Säuren umgekehrt wie der Protoplast. Daraus muß man schließen, daß Säure, was die W.P. betrifft, Gelatine und Plasma in ganz unterschiedlicher Weise beeinflussen, oder vielleicht richtiger, daß im Plasma ein zweiter Effekt die bei der Gelatine beobachtete Hemmung überlagert.

Die Quellung und Viskosität zeigen erwartungsgemäß im I.E.P. ihr Minimum; dieses fällt also mit dem Minimum der W.P. zusammen. Hier herrscht mit den H.A.-Versuchen an Gelatine insofern Übereinstimmung, als auch dort der geringsten Quellung (H.A.-Konzentration 10^{-4} g/cm³) die geringste W.P. entspricht. Daraus ergibt sich, daß das umgekehrte Verhalten der Zelle gegenüber Säuren nicht mit der Quellung zusammenhängen kann, sondern andere Ursachen hat. Vermutlich werden es elektrische Beziehungen zwischen den Wasserdipolen und der Aufladung des Plasmagerüstes sein; es liegt somit — um mit BOGEN (1951) zu sprechen — eine metaosmotische Erscheinung vor.

Schwer zu deuten ist der Einfluß von Säure auf die Zuckerpermeabilität des Plasmas. Diese ist im chemischen Neutralpunkt am geringsten. Daß der Zucker als Nichtelektrolyt keine Beziehungen zum I.E.P. des Plasmas erkennen läßt, ist nicht überraschend. Doch wäre zu erwarten gewesen, daß die im Neutralpunkt vorliegende starke Quellung den Zuckereintritt ähnlich fördert, wie die durch die H.A.-Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-7} bewirkte Quellung. Daß dies nicht so ist, weist darauf hin, daß die Plasmaquellung durch Säure und H.A. ganz verschiedene Vorgänge sind.

Agar verhält sich gegenüber Säure völlig anders als Gelatine. Seine Quellung steigt vom sauren zum alkalischen Bereich hin an; ein I.E.P. existiert nicht. Die W.P. ist bei höchster Quellung am größten.

Der Hemmstoff *Cumarin* ruft in Deplasmolyseversuchen in der Konzentration 10^{-3} g/cm³ eine stark hemmende, nach 10^{-5} g/cm³ abfallende Wirkung auf die W.P. hervor. Die Gelatinequellung steigt in der gleichen Konzentrationsreihe an. Somit entspricht hier, wie bei H.A., höchste W.P. des Protoplasmas der stärksten Quellung der Gelatine. Da es sich bei Cumarin um einen Nichtelektrolyten handelt, möchten wir auch für die Indol-3-essigsäure annehmen, daß nicht der Anionencharakter, sondern die chemische Struktur für den Effekt maßgebend ist.

Nach unseren Studien wirkt das H.A. nicht auf die Zellmembran, sondern nur auf das Protoplasma spezifisch ein. Membraneffekte bei hohen Konzentrationen sind ausschließlich p_H-bedingt. Wie schon früher angedeutet wurde, glauben wir annehmen zu dürfen, daß die erleichterte Wasseraufnahme dem Streckungswachstum der Zelle dient, während die erhöhte Durchlässigkeit für Zucker für das Membranwachstum bedeutungsvoll sein kann. Damit stimmt auch das zeitliche Verhalten überein. Die Wirkung auf die W.P. ist eine sofortige, der erleichterte Zuckerdurchtritt macht sich erst nach Stunden bemerkbar. In der Tat ist die Größenzunahme der Zelle bei der Streckung zunächst weitgehend reversibel, also mit einer erleichterten elastischen Dehnbarkeit der Membranen verbunden, während die Intussuszeption neuer Membranteilchen erheblich später erfolgt. Bogen (1951) äußerte die Ansicht, daß eine bloße Erhöhung der W.P. ohne gleichzeitige Erhöhung der Inhaltssaugkraft nicht zu vermehrtem Wassereintritt führen und daher auch die Streckung nicht anregen könne. Dem möchten wir widersprechen. Der Widerstand, den ein dichtes Plasma dem Wassereintritt entgegensetzt, drückt die Saugkraft der Zelle in ihrer Weise ebenso, und zwar dauernd, herab, wie es der Wanddruck in anderer Weise tut. Die Zelle kann sich nur soweit mit Wasser absättigen, als die Summe aller Widerstände dies zuläßt. Sinkt einer der Widerstände ab — hier der Plasmawiderstand —, so kann weiteres Wasser aufgenommen werden und die Zelle wird sich, soweit die Wand noch elastisch dehnbar ist, vergrößern. Nunmehr wird dabei erfahrungsgemäß der etwas absinkende Wert der Inhaltssaugkraft wieder auf die ursprüngliche Höhe gebracht, was weiteren Wassereintritt zur Folge hat. Da gleichzeitig die elastische Dehnbarkeit der Membran zunimmt, kann sich die Zelle laufend mit Wasser füllen.

Für Hemmstoffe liegen die Dinge umgekehrt. Während Wuchsstoffe, speziell H.A., das Plasma lockern, verdichten sie dieses. Sie erhöhen damit den Widerstand gegen den Wassereintritt und machen damit den Streckungsprozeß unmöglich. In gleicher Weise wirkt auch H.A. in der Konzentration 10^{-4} und wird dadurch zum Hemmstoff.

Zusammenfassung der Mitteilungen III und IV.

1. Das Quellungsvermögen der Gelatine wird durch Heteroauxin stark beeinflußt. Die H.A.-Konzentration 10^{-4} g/cm³ bewirkt ein Quellungsminimum, 10^{-3} läßt die Gelatine zerfließen, zwischen 10^{-5} und 10^{-7} steigt die Quellung an.

2. Dieser Einfluß ist nicht p_H-bedingt, sondern ein spezifischer H.A.-Effekt. Bei Säurezusatz zeigt die Gelatine ein Quellungs*minimum* im I.E.P. (p_H 4,7) sowie einen Quellungsanstieg nach beiden Seiten dieses Punktes. Zusatz gepufferter H.A.-Lösung wirkt auf Gelatine prinzipiell gleich wie Zusatz von ungepuffertem H.A.

3. Gelatinelösungen zeigen bei H.A.-Zusatz ein Viskositäts*minimum* in der H.A.-Konzentration 10^{-4}, bei Zusatz von Säuren dagegen tritt es im I.E.P. auf. Wieder ist der Heteroauxineffekt spezifisch und nicht säurebedingt.

4. Die Wasserpermeabilität der Gelatine ist bei Zusatz von H.A. 10^{-4} am geringsten und steigt gegen H.A. 10^{-7} deutlich an.

5. Gelatine und Protoplasma werden also durch H.A. in der W.P. gleich beeinflußt, woraus geschlossen werden kann, daß der Anstieg der W.P. der Zelle in H.A. 10^{-7} auf einer Erhöhung der Quellung (oder Viskosität) beruht, umgekehrt die Dauerplasmolyse in H.A. 10^{-4} auf starker Entquellung. H.A. verändert also den Filterwiderstand des Plasmas.

6. Durch Säuren wird die W.P. der Gelatine und die des Plasmas umgekehrt beeinflußt. Im I.E.P. des Gels liegt das *Minimum* der W.P., in dem des Plasmas das *Maximum*. Da im I.E.P. Entquellung eintritt, muß geschlossen werden, daß der rasche Eintritt von Wasser hier nicht durch eine einfache Herabsetzung des Filterwiderstandes verursacht wird, sondern durch besondere Kräfte die im I.E.P. zwischen Plasmagerüst und Wasserdipolen wirksam werden. Genau genommen dürfte man also im I.E.P. gar nicht von einer Erhöhung der W.P. sprechen; diese ist hier eher herabgesetzt. Die raschere Deplasmolyse wird durch „metaosmotische" Kräfte bewirkt.

7. Die Permeabilität des Plasmas für Glukose wird durch H.A. 10^{-6} und 10^{-7} bei längerer Versuchszeit deutlich *erhöht*. H.A. 10^{-4} macht das Plasma für Zucker so gut wie impermeabel. Ähnliches gilt für die Saccharose, die erheblich langsamer permeiert.

8. Säureversuche ergaben, daß der Zuckereintritt bei sinkender Azidität *verlangsamt* wird. Im chemischen Neutralpunkt liegt die längste Deplasmolysezeit, also das Minimum der Zuckerpermeabilität. Zucker verhält sich demnach bei Säurequellung ganz anders als bei H.A.-Quellung. Diese Quellungen müssen also verschiedener Art sein.

9. Äthylen, das die W.P. des Plasmas in den relativen Konzentrationen 10^{-2} bis 10^{-4} zunehmend fördert, beeinflußt die Quellung im umgekehrten Sinne. Das Quellungsminimum liegt bei der Konzentra-

tion 10^{-4} ($= 1{,}58 \times 10^{-8}$ g/cm³). Gelatine und Plasma werden also durch dieses Gas ganz verschieden beeinflußt, was vermutlich mit dem hohen Lipoidgehalt des Plasmas zusammenhängt.

10. Cumarin, das die W.P. des Plasmas deutlich herabsetzt (Minimum bei 10^{-3} g/cm³), hemmt im gleichen Konzentrationsbereich die Quellung der Gelatine. Die Wirkung dieses Blastokolins ist also der des H.A. auch in diesem Versuch entgegengesetzt. Der erschwerte Wassereintritt ist auf Plasmaentquellung zurückzuführen.

11. Auf Agar hat H.A. keinerlei spezifische Wirkung. Quellungseffekte, die in hoher Konzentration auftreten, sind durch Erhöhung der Azidität verursacht. Gleiches darf wohl auch für die Zellulose angenommen werden.

12. Die bei Zusatz von H.A. 10^{-6} bis 10^{-7} sofort eintretende Erhöhung der W.P. des Plasmas erleichtert den für die Zellstreckung notwendigen Wassereintritt. Die langsame Zunahme der Zuckerpermeabilität andererseits ermöglicht den für den Membranbau nötigen Zuckeraustritt. Hemmstoffe sowie auch die hemmende H.A.-Konzentration 10^{-4} wirken entgegengesetzt. Sie verhindern den Wassereintritt und hemmen dadurch die Zellstreckung.

Literatur.

Abitz, W., O. Gerngross u. K. Herrmann: Naturwiss. **18** (1930). — Beck, W. A.: Protoplasma (Berl.) **1** (1926). — Bergmann, M., and C. Niemann: J. of Biol. Chem. **115** (1936); **122** (1937). — Blank, F., u. H. E. Deuel: Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich **87** (1943). — Blum, G.: Beih. z. Bot. Cbl. **43** (1926). — Bogen, H. J.: Fortschr. Bot. **12** (1951). — Bonner, W. D., and K. V. Thimann: Amer. J. Bot. **35** (1948). — Borris, H.: Planta (Berl.) **22** (1934). — Brauner, L.: Pflanzenphysiologisches Praktikum, Teil II. Jena 1932. — Jubil.-Bd. der Nat. Fak. der Univ. Istanbul 1933. — Brauner, L. u. M.: Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **8** (1943). — Brauner, L., M., u. M. Hasman: Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **5** (1940). — Dokan, S.: Kolloid. Z. **34** (1924). — Ferry, J. D.: Adv. Protein Chem. **4**, 1 (1948). — Fitting, H.: Jb. Bot. **57** (1917). — Guttenberg, H. v., u. A. Beythien: Planta (Berl.) **40** (1951). — Guttenberg, H. v., u. G. Meinl: Planta (Berl.) **40** (1952). — Guttenberg, H. v., u. I. Strutz: Arch. f. Mikrobiol. **17** (1952). — Hills, C. H., u. Mitarb.: Proc. Food Technol. **47** (1942). — Höfler, K.: Planta (Berl.) **2** (1926). — Iljin, W. S.: Protoplasma (Berl.) **3** (1928). — Kaczmarek, A.: Protoplasma (Berl.) **6** (1929). — Katz, A., u. O. Gerngross: Erg. exakt. Naturwiss. **3** (1924). — Loeb, J.: Die Eiweißkörper. Berlin 1924. — Michaelis, L.: Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1922. — Pauli, W., u. L. Steinbach: Helvet. chim. Acta **24** (1941). — Pfeiffer, H.: Protoplasma (Berl.) **14** (1932). — Ruge, U.: Planta (Berl.) **33** (1943). — Ruhland, W.: Jb. Bot. **50** (1911). — Ruhland, W., u. C. Hoffmann: Planta (Berl.) **1** (1925). — Samec, M., u. V. Isajevic: Kolloidchem. Beih. **16** (1922). — Seemann, F.: Protoplasma (Wien) **39** (1950). — Strugger, S.: Ber. dtsch. bot. Ges. **50** (1932). — Jb. Bot. **79** (1933/34). Ursprung, A., u. G. Blum: Ber. dtsch. bot. Ges. **34** (1916). — Walter, H.: Jb. Bot. **62** (1923). — Weber, F.: Österr. bot. Z. **73** (1924).

Prof. Dr. H. v. Guttenberg, Rostock, Doberaner Str. 143.

Planta, Bd. 41, S. 190—194 (1952).

Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.

PHOSPHATASEVERTEILUNG UND KOHLENHYDRAT-TRANSPORT IN DER PFLANZE.

Von

HANS WANNER.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. September 1952.)

Die Probleme des Kohlenhydrattransportes in der Pflanze wurden in neuerer Zeit fast ausschließlich unter den Gesichtspunkten Massen- und Druckströmung oder „aktivierte" Diffusion betrachtet. Demgegenüber wurde die rein stoffliche Seite eher vernachlässigt. Gerade hier aber zwingen die neuen Ergebnisse der Photosyntheseforschung über die Natur der Zwischenprodukte und deren Reihenfolge zu einer neuen Stellungnahme bzw. zu einer Ergänzung der bisherigen Fragestellungen. Durch die Untersuchungen der amerikanischen Arbeitsgruppen von CALVIN, BENSON (s. BENSON und CALVIN 1950) und von GAFFRON, FAGER und ROSENBERG (1951) sowie auch von ARONOFF und Mitarbeitern (1950) ist festgestellt worden, daß Phosphoglycerinsäure als Vorläufer von Hexosemono- und -diphosphaten auftritt und daß praktisch keine freien Hexosen (als unmittelbare Photosyntheseprodukte) gebildet werden, sondern daß der Rohrzucker der erste freie Zucker ist. In bezug auf den Kohlenhydrattransport ergibt sich daraus die Frage, welches von diesen Assimilationsprodukten wird nun tatsächlich transportiert? Die meisten Untersucher kamen bisher bei den verschiedensten Objekten zum Schluß, daß der Transportzucker in der Pflanze der Rohrzucker und nicht eine Hexose ist. Am sichersten scheint das aus Untersuchungen über die stoffliche Zusammensetzung des Phloemsaftes hervorzugehen. Obwohl ein anderes Resultat unwahrscheinlich ist, kann jedoch die Identifizierung des Rohrzuckers in den meisten bisherigen Untersuchungen auf dem Gebiete des Stofftransportes nicht als zuverlässig angesehen werden. Die Zunahme des Reduktionswertes eines natürlichen Saftes oder Extraktes nach Hydrolyse braucht nicht oder wenigstens nicht ausschließlich auf der Spaltung eines nichtreduzierenden Disaccharids zu beruhen (WANNER 1952). Die erwähnten Resultate der Photosyntheseforschung lassen z.B. an die Möglichkeit denken daß Zuckerphosphate transportiert werden; sie besitzen alle einen geringeren oder keinen Reduktionswert verglichen mit den daraus zum Teil schon durch eine schwache Hydrolyse freisetzbaren Zuckern. Ein ein-

wandfreier Aufschluß über diese Frage kann nur durch die verteilungschromatographische Analyse des Phloemsaftes gegeben werden. Wir haben in zahlreichen Analysen auf diese Art verschiedene Phloemsäfte sowohl qualitativ wie quantitativ untersucht und sind dabei zu folgenden übereinstimmenden Resultaten gelangt: *der Phloemsaft (Robinia pseudacacia, Carpinus betulus, Hoya carnosa) enthält nur Rohrzucker und keine oder höchstens Spuren von Monosacchariden* (Glukose); *Zuckerphosphate können im Phloemsaft papierchromatographisch nicht nachgewiesen werden, obwohl sie in den Blättern, wenn auch in geringen Konzentrationen auftreten.*

Diese Resultate sind insofern bemerkenswert, als sie zeigen, daß zwischen dem Assimilationsparenchym und den Leitbündeln eine für Zuckerphosphate nicht passierbare Grenzschicht oder Scheide bestehen muß. Eine genauere Untersuchung ergab über Natur und Lokalisation dieser Scheide weitgehenden Aufschluß. Mein Mitarbeiter G. Frey wird darüber in einer ausführlichen Publikation noch näher berichten. Zusammenfassend kann als wesentliches Resultat dieser Untersuchungen folgendes mitgeteilt werden: Die Parenchymscheide der Blattleitbündel, die Geleitzellen der Siebröhren und der Inhalt junger Siebröhren selber zeigen eine histochemisch sehr deutliche Phosphataseaktivität. Schon Yin (1944) hat auf die Aktivität der Geleitzellen hingewiesen, ohne aber dieses Resultat in einen Zusammenhang zu stellen. Als Substrat für diese Phosphatase kann nicht nur das für den Nachweis übliche Glycerophosphat, sondern auch Glukose-1-phosphat und Fruktose-1,6-diphosphat verwendet werden. Der Test wurde meist mit frischen oder mit dem Gefriermikrotom hergestellten Schnitten durchgeführt, da fixiertes Material eine gleichmäßige Aktivitätsverminderung aufweist. Wie aus Abb. 1 und 2 hervorgeht, ist die Phosphataseaktivität der Parenchymscheiden bzw. der Geleitzellen gegenüber den übrigen Zellen der Schnitte sehr auffallend. Sehr instruktive Bilder ergeben unter anderem auch Schnitte durch den Stengel von *Cucurbita*-Arten, indem die hier außerhalb der Leitbündel vorhandenen ento- und ektozyklischen Siebröhren durch ihre deutliche Phosphatasereaktion sofort auffallen, während sie sonst der Aufmerksamkeit leicht entgehen.

Was für ein Bild läßt sich nun über die Bedeutung des streng lokalisierten Vorkommens von Phosphatase machen? Als sicherste Tatsache kann festgehalten werden, daß dadurch ein Eintritt von phosphorylierten Zuckern in die stoffleitenden Elemente verhindert wird. Die bedeutend höhere Phosphataseaktivität (oder -konzentration?) in den Parenchymscheiden der Leitbündel der Blätter gegenüber den übrigen Mesophyllzellen muß ferner ein Konzentrationsgefälle für Zuckerphosphate vom Ort ihrer Produktion — dem Assimilationsparenchym — zum Ort ihrer Spaltung — der Parenchymscheide der Leitbündel — verursachen.

Dementsprechend sollte auch eine Diffusion von Zuckerphosphaten in der Richtung der Blattleitbündel stattfinden. In den Scheidenzellen geht im Zusammenhang mit der Dephosphorylierung offenbar noch eine Rohrzuckersynthese vor sich, da sonst nicht verständlich wäre, warum

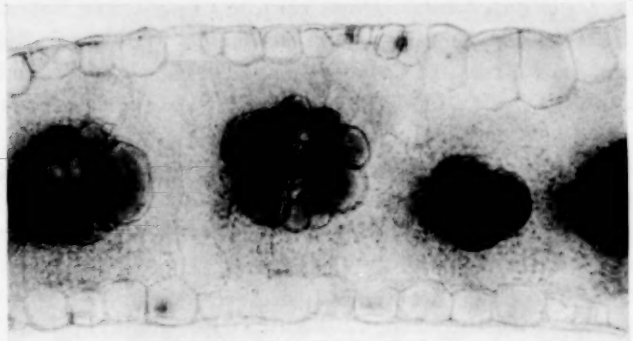

Abb. 1. Querschnitt durch ein Blatt von *Zea Mays*. Chlorophyll zur Erzielung einer besseren Kontrastwirkung vorgängig der Phosphatasereaktion extrahiert mit Alkohol. Starke Phosphatasereaktion in den Bündelscheiden und im Phloem.

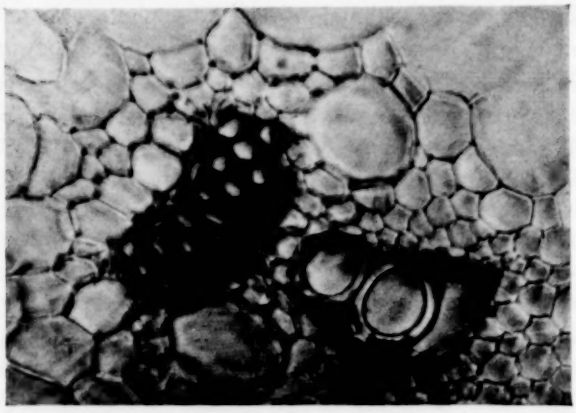

Abb. 2. Leitbündelquerschnitt aus dem Stengel von *Zea Mays*. Starke Phosphatasereaktion der Geleitzellen. Reaktion am frischen Schnitt vorgenommen.

nur Saccharose im Phloemsaft angetroffen wird und keine Hexosen. Es läßt sich weiterhin annehmen, daß der gebildete Rohrzucker infolge der hohen Permeabilität des Siebröhrenplasmas in dieses eintritt und nicht in die übrigen Zellen zurückströmen kann, die praktisch impermeabel für Rohrzucker sind. Da die Parenchymscheiden mit dem Xylem in Verbindung stehen, ist es durchaus möglich, daß dieser Übertritt des Zuckers ins Phloem als Druck- und Massenströmung im Sinne MÜNCHs vor sich geht.

Obwohl dieser Gedankengang, abgesehen von der direkten Phosphatasewirkung noch hypothetisch ist, lassen sich doch damit einige neuere Beobachtungen plausibel erklären. BIDDULPH und MARKLE (1944) sowie auch CHEN (1951) haben mit Hilfe von mit P^{32} markiertem Phosphat nachgewiesen, daß dem Blatte zugeführtes Phosphat im Phloem abwärts wandert, während es, den Wurzeln zugeführt, im Xylem nach oben transportiert wird. Auf Grund unserer Überlegungen ist die ausgesprochene Auswanderung von Phosphat im Phloem durchaus zu erwarten: das den Blättern (durch Infiltration oder Injektion) zugeführte anorganische Phosphat setzt sich im Blatt ins Gleichgewicht mit dem Phosphat der Phosphorsäure-Ester, gelangt mit diesen in die Scheidenzellen, wird dort abgespalten und passiv mit dem Zucker in die Siebröhren eingeschwemmt. Entsprechend der MÜNCHschen Theorie wird dieses Phosphat mit dem Transportwasser weiter unten im Stengel oder Stamm und in der Wurzel ins Xylem übertreten und nach oben zurückströmen. Eine solche Zirkulation des Phosphats ist schon von MASON und MASKELL (1931) festgestellt worden. Daß die Abwanderung des den Blättern zugeführten Phosphats tagesperiodisch mit einer gewissen Abhängigkeit von der Belichtungsstärke vor sich geht, wie es BIDDULPH (1941) beobachtet hat, könnte mit einer höheren Zuckerphosphatkonzentration während Zeiten intensiver Photosynthese zusammenhängen. Unsere Annahme einer Diffusion von Zuckerphosphaten gegen die Leitbündel der Blätter würde ferner gestatten einer Schwierigkeit aus dem Weg zu gehen, auf die HUBER und seine Mitarbeiterin ROECKL (1949) gestoßen sind. Sie fanden, daß a) Siebröhrensaft die Mesophyllzellen plasmolysieren kann, somit eine höhere Konzentration besitzt als deren Zellsaft; b) daß innerhalb der Mesophyllzellen ein Gefälle des osmotischen Wertes (der entspannten Protoplasten) von den Parenchymscheiden zu den Palisadenzellen bestehe, also der bisher anzunehmenden Wanderungsrichtung des Zuckers entgegengesetzt[1]. Danach könnte eine Massen- und Druckströmung von den Palisadenzellen zu den Leitbündeln, wie sie MÜNCH angenommen hat, nicht möglich sein. Die Autoren sprechen deshalb von einem „Konzentrationshub" und von der Beteiligung aktiver Prozesse am Assimilattransport in das Phloem der Blattleitbündel.

[1] Es scheint mir notwendig, daß diese Beobachtungen noch von 3. Seite bestätigt werden. Deren große Bedeutung für die Frage des Transportmechanismus veranlaßte mich, die von ROECKL erwähnten Beobachtungen teilweise zu wiederholen. Es ist dabei weder mir noch einem unserer Praktikanten, M. BLUMER, gelungen, sie zu bestätigen. Wir fanden vielmehr in den Blättern von *Robinia*, *Carpinus* und *Vinca* die gleiche Verteilung der osmotischen Werte wie sie schon vor 36 Jahren von URSPRUNG und BLUM (1916) beschrieben worden ist. In bezug auf die Plasmolysierbarkeit von Mesophyllzellen durch Phloemsaft sind wir sowohl bei *Robinia* wie bei *Carpinus* zum Schluß gekommen, daß zum mindesten eine deutliche Plasmolysierbarkeit nicht besteht.

Werden entsprechend meiner Annahme nicht die freien Zucker transportiert, sondern die Zuckerphosphate gewissermaßen von den Bündelscheiden abgefangen, so ist die Herbeiziehung unbekannter „aktiver" Diffusionsprozesse nicht unbedingt notwendig.

Zum Schluß drängt sich allerdings die Frage auf, wie denn im Mesophyll die Zuckerphosphate wandern können, wenn man an die außerordentlich schwere Permeierfähigkeit der Zucker denkt. Die Zuckerphosphate als freie Ionen besitzen sicher keine höhere physikalische Permeierfähigkeit als die freien Zucker. Münch hat bekanntlich die Plasmodesmen als Durchtrittstellen für seinen Druckstrom angenommen. Unter der Voraussetzung, daß ein solcher im Blatt überhaupt existiert, könnten hierbei natürlich auch Zuckerphosphate verschoben werden. Ist ein Massenstrom in der erforderlichen Richtung nicht vorhanden, dann könnte ein rascher Übertritt von Zelle zu Zelle entsprechend dem Konzentrationsgefälle für Zuckerphosphate dadurch zustande kommen, daß an den Grenzflächen enzymatisch katalysierte Reaktionen stattfinden. Solche werden für die Zuckeraufnahme und -transportvorgänge in tierischen Geweben und Einzelzellen angenommen, wobei es sich herausgestellt hat, daß dabei Phosphorylierungsvorgänge und Dephosphorylierungen eine Rolle spielen (s. Rosenberg und Wilbrandt 1952). In den Scheidenzellen würde dann unter direkter oder indirekter Beteiligung einer Rohrzuckersynthese die endgültige Dephosphorylierung stattfinden.

Literatur.

Aronoff, S., and L. Vernon: Arch. of Biochem. **28**, 424 (1950). — Benson, A. A., and M. Calvin: Annual Rev. Plant Physiol. **1**, 25 (1950). — Biddulph, O.: Amer. J. Bot. **28**, 348 (1941). — Biddulph, O., and J. Markle: Amer. J. Bot. **31**, 65 (1944). — Chen, S. L.: Amer. J. Bot. **38**, 203 (1951). — Gaffron, H., E. W. Fager and J. L. Rosenberg: Symposia Soc. Exper. Biol. **5**, 262 (1951). — Mason, T. G., and E. J. Maskell: Ann. of Bot. **45**, 125 (1931). — Roeckl, B.: Planta (Berl.) **36**, 530 (1949). — Rosenberg, Th., and W. Wilbrandt: Internat. Rev. Cytology **1**, 65 (1952). — Ursprung, A., u. G. Blum: Ber. dtsch. bot. Ges. **34**, 88 (1916). — Wilbrandt, W., u. Th. Rosenberg: Helvet. physiol. Acta **9**, C 86 (1951). — Yin, H. C.,: New Phytologist **44**, 191 (1944).

Prof. Dr. Hans Wanner, Zürich, Inst. f. allgemeine Botanik der Universität.

Planta, Bd. 41, S. 195—196 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.

HOCHGRADIGE DYSPLOIDIE BEI *CALTHA PALUSTRIS* L.

Von

GERD REESE.

(Eingegangen am 6. Oktober 1952.)

Die bisher vorliegenden Untersuchungen über die Chromosomenzahlen von *Caltha palustris* L. (vgl. die Zusammenstellungen bei LÖVE und LÖVE 1948, TISCHLER 1950, LEONCINI 1951) lassen bei dieser Art eine mehr oder weniger ausgeprägte Tendenz zur Aneuploidie vermuten. Nach eingehender cytologischer Prüfung umfangreichen Materials, die im Rahmen einer größeren Arbeit über obige Art erfolgte, fand sich diese Vermutung in einem nicht erwarteten Ausmaß bestätigt. Die von mir untersuchten Pflanzen stammen, abgesehen von den Oststaaten, aus fast ganz Europa mit dem Schwerpunkt Deutschland und Österreich; als nördlichste Herkünfte wären zu nennen: Island und Abisko (Schwedisch-Lappland), als südlichste: Jugoslawien und Südfrankreich. Folgende Diploidzahlen wurden, in Gegenüberstellung zu den bisher bekannten, ermittelt.

Chromosomenzahlen von *Caltha palustris* L. (2 n).

Nach früheren Autoren . . .	16	28	32		48	48+ff	ca. 52		56		58		60		
Nach eigenen Untersuchungen		32	33	34	35		53	55	56	57	58	59	60	61	62	63	65

Damit ergeben sich für *C. palustris* bis jetzt mindestens 19 verschiedene 2 n-Werte, eine Zahl, wie sie für *eine* Species meines Wissens unter den Dikotylen einmalig sein dürfte. Hinzu kommt noch, daß sich bei weiterer intensiver Beobachtung zweifellos noch andere, bisher nicht genannte Diploid-Zahlen herausstellen werden. Unter den Monokotylen finden sich ähnliche Verhältnisse besonders bei den Gramineen; es sei hier nur verwiesen auf *Poa pratensis*, bei der nahezu alle 2 n-Werte von 38—147 beobachtet wurden (u. a. ÅKERBERG 1942, LÖVE 1952, JUHL 1952).

Es muß allerdings einschränkend darauf hingewiesen werden, daß bei einem Teil der Zahlen möglicherweise B-Chromosomen miteinbegriffen sind. Inwieweit das tatsächlich der Fall ist, vermag zur Zeit noch nicht entschieden zu werden; letzten Endes dürfte es eine Frage der Definition und der subjektiven Einstellung sein, ob man gewisse sehr kleine Chro-

mosomen, die sich jedoch nicht durch eine von den übrigen abweichende Chromatizität auszeichnen, als B-Chromosomen wertet oder nicht.

Bei Betrachtung der Diploid-Zahlen fällt auf, daß sich offensichtlich 2 Häufungszentren herausgebildet haben, das eine, wenn man b = 8 als Basiszahl zugrunde legt, oberhalb der Tetraploidiestufe (2 n = 32), das andere um die Heptaploidiestufe (2n = 56). Bemerkenswert ist ferner, daß sich vorläufig keinerlei Beziehungen zwischen Polyploidiegrad einerseits und geographischer Verbreitung, Höhenlage des Standorts und Größe der Pflanzen andererseits aufzeigen lassen. Ob die einzelnen Chromosomenrassen in Beziehung gesetzt werden können zu der bei *C. palustris* stark ausgeprägten Aufgliederung in Unterarten und Rassen, bedarf noch näherer Prüfung, ebenso wie die Frage nach den Entstehungsursachen einer so hochgradigen Dysploidie. Es soll versucht werden, über die Aufstellung von Chromosomen-Idiogrammen, die selbst bei den vielchromosomigen Formen dank der stark variierenden Chromosomen-Morphologie innerhalb eines Genoms möglich sein wird, und Beobachtungen des Meiosis-Verlaufs nähere Einblicke zu gewinnen.

Literatur.

ÅKERBERG, E.: Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina*. Hereditas (Lund) **28**, 1 (1942). — JUHL, H.: Zytologische Untersuchungen an einigen Formen von *Poa pratensis* L. in Schleswig-Holstein. Flora (Jena) **139**, 462 (1952). — LEONCINI, M. L.: Biotipi cariologici e sistematici di *Caltha* in Italia. Caryologia (Pisa) **3**, 336 (1951). — LÖVE, A.: Preparatory studies for breeding icelandic *Poa irrigata*. Hereditas (Lund) **38**, 11 (1952). — LÖVE, A., and D. LÖVE: Chromosome numbers of northern plant species. Reykjavik 1948. — TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Den Haag 1950.

Dr. GERD REESE, (24b), Kiel,
Botanisches Institut, Düsternbrooker Weg 17.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Anleitung zur Planung und Auswertung von Feldversuchen mit Hilfe der Varianzanalyse

Von Dipl.-Ing. **J. J. Post.** Aus dem Niederländischen übersetzt von Professor Dr. **Cornelia Harte.** Mit 14 Abbildungen. VI, 82 Seiten. 1952.

Steif geheftet DM 12.—

Aus dem Vorwort zur deutschen Ausgabe:

Die größeren Werke, die sich mit den Grundlagen der biologischen Statistik befassen, sind so umfangreich, daß vielen die Zeit fehlen wird, sie gründlich durchzuarbeiten, während die kurz gefaßten Anleitungen sich fast ausschließlich mit den einfachen Methoden befassen, die für eine ausreichende Auswertung von umfangreichen Versuchsreihen nicht genügen. Die Erkenntnis, daß diese Lücke ausgefüllt werden müßte und auch die modernen statistischen Methoden sich so darstellen lassen, daß sie für Nicht-Mathematiker verständlich und anwendbar sind, veranlaßte Herrn Dipl.-Ing. Post, die vorliegende Darstellung zu schreiben, da auch die englischen Originalarbeiten, denen die dargestellten Methoden entnommen sind, nur wenigen zugänglich sind. Das Buch hat sich für die praktische Auswertung von Versuchsdaten sehr gut bewährt, ist aber durch den holländischen Text der Originalausgabe nur wenig bekannt geworden. Die Übersetzung wurde dadurch veranlaßt, daß auch in deutscher Sprache eine kurze, allgemeinverständliche Darstellung moderner statistischer Methoden, die für biologische Untersuchungen geeignet sind, bisher fehlt. Insbesondere die vollständig ausgearbeiteten Beispiele der Rechenschemata, die sich sinngemäß auf andere Versuche übertragen lassen, deren Brauchbarkeit sich demnach nicht nur auf Feldversuche beschränkt, lassen eine allgemeine Verbreitung des leicht verständlichen Buches wünschenswert erscheinen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Anleitungen für die chemische Laboratoriumspraxis

Erster Band: **Chemische Spektralanalyse**

Eine Anleitung zur Erlernung und Ausführung von Spektralanalysen im chemischen Laboratorium. Von Professor Dr. **W. Seith,** Buldern über Dülmen und Dr. **K. Ruthardt,** Hanau. Vierte, verbesserte Auflage. Mit 106 Abbildungen im Text und einer Tafel. VII, 173 Seiten. 1949. DM 16.50

Zweiter Band: **Kolorimetrie und Spektralphotometrie**

Eine Anleitung zur Ausführung von Absorptions-, Fluoreszenz- und Trübungsmessungen an Lösungen. Von **Gustav Kortüm.** Zweite, verbesserte Auflage. Mit 97 Abbildungen im Text. VI, 236 Seiten. 1948. DM 16.50

Vierter Band: **Polarographisches Praktikum**

Von Professor **J. Heyrovský.** Mit 90 Abbildungen im Text. VI, 118 Seiten. 1948. DM 8.40

Fünfter Band: **Der Raman-Effekt und seine analytische Anwendung**

Von Dr. **Walter Otting,** Max-Planck-Institut für medizinische Forschung, Heidelberg, Institut für Chemie. Mit 33 Abbildungen. VI, 161 Seiten. 1952. DM 12.60

Präparative anorganische Chemie

Von Dr. rer. nat. **Horstmar Hecht,** Assistent am Chemischen Institut der Universität Greifswald. Mit 58 Abbildungen. VII, 216 Seiten. 1951.
Ganzleinen DM 19.80

Aus den Besprechungen: Die vorliegende Auswahl von Arbeitsvorschriften der anorganischen präparativen Chemie stellt eine sehr begrüßenswerte Neuerscheinung auf diesem Gebiete dar. Sie hilft nicht nur den Mangel an für den Unterricht brauchbaren Anleitungen zum präparativen Arbeiten in der anorganischen Chemie wirksam zu beseitigen, sondern stellt darüber hinaus durch ihre jeweilige kurze und prägnante, aber dennoch für den Studierenden leicht verständliche theoretische Einführung in die einzelnen Stoffklassen eine wirkliche Hilfe und Anregung für den Studierenden wie Lehrenden dar. Zahlreiche Literaturangaben sowie gute und klare Abbildungen ergänzen das Werk in diesem Sinne sehr gut. Hervorzuheben ist ferner, daß eine Reihe analytisch oft gebrauchter Präparate mit aufgenommen wurden... Die sorgfältig ausgewählten und vom Verfasser, wie in der Einleitung betont, auf ihre Verläßlichkeit hin überprüften Vorschriften sowie sonstigen physikalischen Daten lassen das Buch nicht nur als treuen Begleiter für den anorganischen präparativen Unterrichtsbetrieb, sondern darüber hinaus auch für den Praktiker als unentbehrlich erscheinen. *„Österreichische Chemiker-Zeitung"*

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, und ein Prospekt des Springer-Verlages, Wien, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.